ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 88

8

АВГУСТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.821:582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM IN *ROSACEAE*. 15. *DICHOTOMANTHES* AND *PRINSEPIA*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 15. *DICHOTOMANTHES* И *PRINSEPIA*

Lomonosov Moscow State University
119899 Moscow, Vorobyevy Gory
E-mail: timonin@herba.msu.ru
Received 23.02.2001

Bark anatomy in *Dichotomanthes* fits well this in representatives of subfamily *Maloideae* but it does not indicate closer affinities of the genus. Moreover, when included into the subfamily, the genus blurs distinction between its recognised tribes in bark anatomies of their members. The bark in *Prinsepia* is very different in its anatomy from barks of both constituent and additional members of the subfamily *Prunoideae* so that arranging separate monotypic subfamily *Prinsepioideae* is justified.
Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Prunoideae*, *Dichotomanthes*, *Prinsepia*, *Lindleya*, *Osmaronia*, *Exochorda*.

The genera *Dichotomanthes* and *Prinsepia* have been variously held by taxonomists. *Dichotomanthes* has been placed among *Maloideae* members usually as a constituent of the tribe *Crataegeae* (Schulze-Menz, 1964; Kalkman, 1988; Hegi, 1995). Yet Hemsley (1900 cited by Sterling, 1965) included it into the subfamily *Prunoideae*. C. Sterling (1965) considered it a representative of the subfamily *Maloideae*, but thought that it might be a member of the subfamily *Spiraeoideae*. V. Gladkova (1969) noted that *Dichotomanthes* combined characters of subfamilies *Prunoideae*, *Maloideae*, *Rosoideae* and *Spiraeoideae* (*Quillajeae*). That is why she suggested a separate subfamily for the genus. Gladkova's *Dichotomanthoideae* was supported by A. Takhtajan (1987, 1997) who indicated the subfamily to be the closest relative of *Maloideae* in his latest book, though.

Prinsepia was firstly included in subfamily *Chrysobalanoideae* of the family *Rosaceae* (Royle, 1839 et Lindley 1853 — see Sterling, 1963) but subsequent to Bentham et Hooker (1862—1867 cited by Sterling, 1963) has mostly been thought to belong to tribeless subfamily *Prunoideae* (=*Amygdaloideae*) (Focko, 1894; Kalkman, 1988; Hegi, 1995) where it was allied with genus *Osmaronia* by Juel (1927 cited by Sterling, 1963). Sterling (1963) considered it enough specific to be a member of monotypic subfamily *Prinsepioideae*. Takhtajan (1987) adhered to this consideration but he subordinated it later (Takhtajan, 1997) to monotypic tribe *Prinsepieae* of subfamily *Amygdaloideae*.

Then, new character data are desirable to verify the taxonomic positions of both genera. Among them the bark anatomy has been evidenced by our previous investigations to be of taxonomic importance for *Rosaceae* family (Lotova, Timonin, 1999, 2000, 2002a, b). The bark in two genera under consideration seems to have never been scrutinised by anatomists, however. Therefore, we have anatomised the bark in representatives of both to fill the gap.

Materials and methods

Voucher specimens of *Dichotomanthes tristaniicarpa* Kurz from Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, St. Petersburg (LE) were used for sampling bark: (1) «КНР пров. Юньнань; ок. 20 км от г. Баошань по дороге к р. Меконг; близ дороги, около селения; h ~ 1700 м над ур. м. 1955.28/V. № 1343. У. Чжен-и, И. Линчевский, Ан. Федоров, М. Кирпичников», (2) «A. Henry, China, № 10, 255^{A}, Yunnan, Mengzi, low hill, 5000′, shrub 6′, white fls.». The samples were softened with alcohol—glycerol—water (1 : 1 : 1, v/v) medium at 40 °C for two weeks before sectioning. The bark of *Prinsepia utilis* Royle was sampled from plants grown at the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Science, (MHA) and fixed with 70 % alcohol.

Both softened and fixed materials were prepared for light microscopy as follows. Transverse, tangential, and radial sections of the stems and branches were made with hand razor. Some sections were processed with 5 % alcoholic iodine, others were successively processed with phloroglycinol and hydrochloric acid. All the measurements were directly taken from the slides with calibrated ocular micrometer; the figures were drawn with camera lucida RA-6.

Results

Dichotomanthes tristaniicarpa

Barks of annual and biennial branches were only available. Annual stem (fig. 1, *A*) bears fragments of the epidermis (fig. 1, *E*) whose cells have thickened radial and outer walls. It is underlied by thin periderm of 2- to 3-layered phellem, 1-layered phelloderm, and phellogen in between. The phellem cells have very thick outer walls and lumens of specific form (fig. 1, *E*). The cortex is 14 µm thick in annual stem to 20 µm thick in biennial one. Its periphery is occupied by 2—4-layered angular/lamellar collenchyma (fig. 1, *A*, *B*); the collenchyma cells have evenly thickened walls in some areas (fig. 1, *E*). Inner cortical parenchyma contains idioblasts with a large polyhedron of calcium oxalate. Chloroplasts are inherent to both collenchyma and cortical parenchyma cells.

Dense clusters of protophloem fibres are in the annual stem (fig. 1, *A*). Few sclereids adjoin the clusters (fig. 1, *D*); they are transformed ray and innermost cortical parenchyma cells. Some crystal-bearing cells with a calcium oxalate polyhedron are among the sclereids. Hardened inner cortical, ray and phloem axial parenchymas are a bulk of discontinuous ring of sclerenchyma in the biennial branch; disperse clusters of the protophloem fibres are embedded into the ring (fig. 1, *B*).

The secondary phloem is ~ 15 µm thick in annual stem to ~ 20 µm thick in biennial one. Whole secondary phloem is soft in the annual stem (fig. 1, *A*); it contains scarce few-clustered secondary phloem fibres in the biennial branch (fig. 1, *B*). The sieve tube members have very oblique compound sieve plates of 5—13 sieve areas (fig. 1, *C*). The axial phloem parenchyma consists of storage and crystalliferous cells arranged in separate strands (fig. 1, *C*). Shorter crystalliferous cells contain a 6 × 14 µm polyhedron of calcium oxalate per cell. The crystalliferous parenchyma is associated with the fibre clusters.

The rays are homogeneous, 1—3-seriate, 4—30 cells high; their cells store tannic acids. Dilatation is diffuse.

Prinsepia utilis

Deciduous shrub.

Annual stem is protected with glabrous epidermis (fig. 2, *A*) covered with thin cuticle. The epidermal cells have very thick outer wall. Disperse few-celled clusters of thick-walled unlignified cells are inside the epidermis. Parenchyma is a bulk of the cortex (fig. 2, *A*). Innermost cortical layer is an endodermis with thickened radial and inner cell

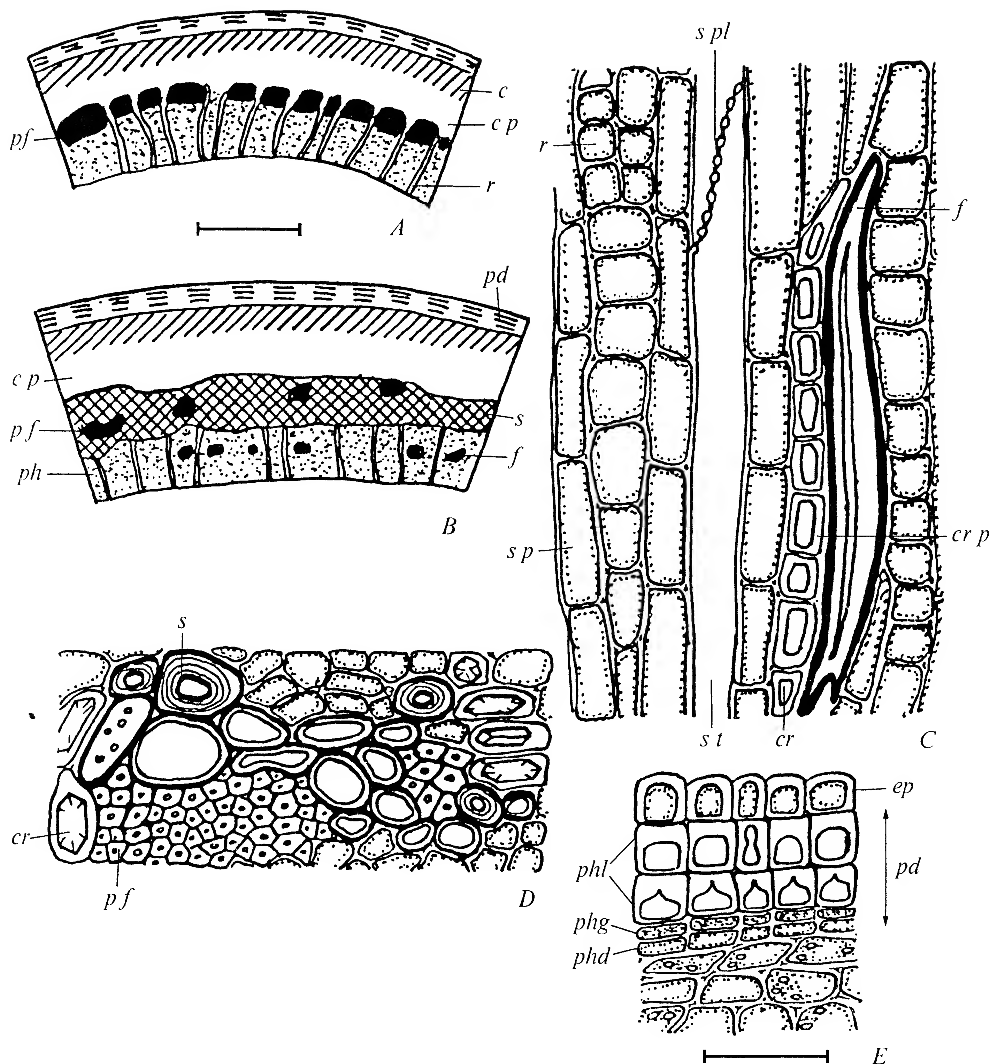


Fig. 1. Bark anatomy of *Dichotomanthes tristaniicarpa*

A — annual stem, cross section; *B* — biennial branch, cross section; *C* — secondary phloem in the biennial branch, tangential section; *D* — protophloem fibres in the annual stem, cross setion; *E* — epidermis and periderm in the annual stem, cross setion. *c* — collenchyma; *c p* — cortical parenchyma; *cr* — crystal; *cr p* — crystalliferous axial phloem parenchyma; *ep* — epidermis; *f* — secondary phloem fibres; *pd* — periderm; *pf* — protophloem fibre(s); *p h* — secondary phloem; *phd* — phelloderm; *phg* — phellogen; *phl* — phellem; *r* — ray; *s* — sclerenchyma; *s p* — storage axial phloem parenchyma; *s pl* — sieve plate; *s t* — sieve tube. Bar: *A*, *B* — 20 µm; *C*—*E* — 50 µm.

walls. The periderm underlies the endodermis (fig. 2, *A*). Its multilayered phellem consists of tangentially flattened cells; its phelloderm is 3- to 4-layered and abounds with starch.

The protophloem fibres in various clusters are a hard phloem (fig. 2, *A*). Inner soft phloem is about 70 µm thick, axial phloem parenchyma is filled with abundant starch. The sieve tube members are near 7—8 µm in diameter and bear simple sieve plates with rather wide sieve pores.

The rays are uniseriate.

B i e n n i a l b r a n c h is protected with the first periderm. The phloem is differentiated into inner conducting zone 450—550 µm thick and outer nonconducting one app. 500 µm thick. Ring of dense clusters of secondary phloem fibres is in the latter. Few cells containing each a rhombohedron of calcium oxalate adjoin the clusters. Axial phloem parenchy-

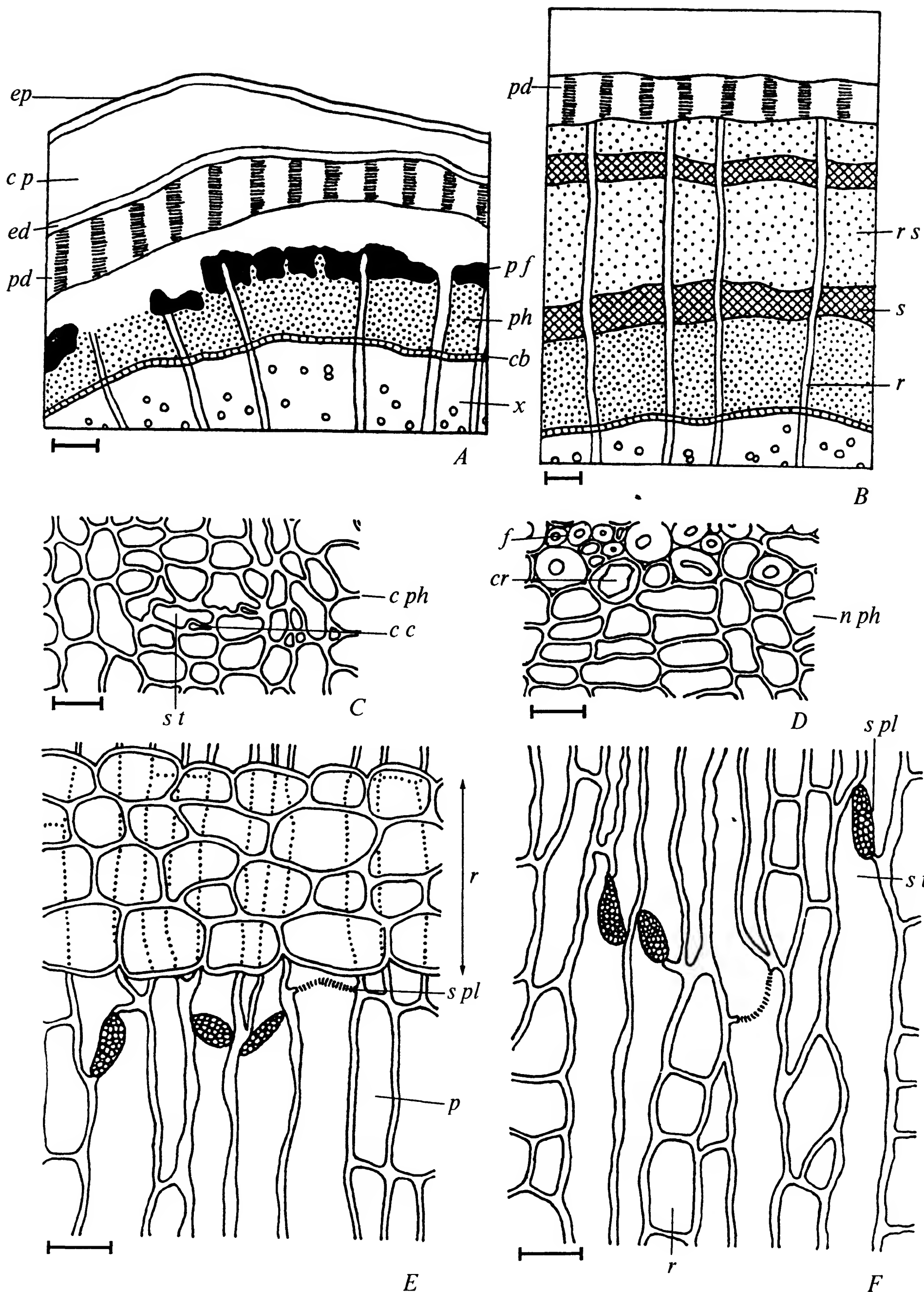


Fig. 2. Bark anatomy of *Prinsepia.*

A — bark of annual stem, cross section; *B* — trunk bark, cross section; *C* — conducting zone of the trunk phloem, cross section; *D* — nonconducting zone of the trunk bark, cross section; *E* — trunk phloem, radial section; *F* — trunk phloem, tangential section. *cb* — cambium; *c c* — companion cell; *c ph* — conducting phloem; *ed* — endodermis; *n ph* — nonconducting phloem; *p* — axial phloem parenchyma; *r s* — rhytidome scale; *x* — xylem; see fig. 1 legend for other explanations. Bar: *A*, *B* — 100 µm; *C*—*F* — 10 µm.

ma abounds with starch. The second periderm develops inside the protophloem fibre clusters.

Trunk (fig. 2, *B*) has circular rhytidome of thin periderms and destroyed secondary phloem in between. The phellems of tangentially flattened cells are slightly lignified; the phelloderms are mostly 3-layered.

The phloem is differentiated into inner conducting and outer nonconducting zones (fig. 2, *B*). Only soft phloem constitutes the former while 2 or more rings of secondary phloem fibres are in the latter. ~5 × 85—90 μm sieve tube members have simple sieve plates (fig. 2, *E, F*). Nearly entire axial phloem parenchyma is storage one (fig. 2, *C—F*) but few scanty files of crystalliferous cells are associated with the secondary phloem fibres (fig. 2, *D*). Each crystalliferous cell contains an irregular crystal of calcium oxalate.

Homogeneous rays (fig. 2, *E*) are mostly 2-seriate (fig. 2, *C, D*) 100—200 μm high; rare uniseriate (fig. 2, *F*) rays are (3)5(11) cells in height.

Discussion

The bark of *Dichotomanthes tristaniicarpa* anatomically fits well this of investigated *Maloideae* members (Lotova, Timonin, 2002c). Each radial file of the periderm cells ends in the epidermis cell in *D. tristaniicarpa* (fig. 1, *E*) thus indicating that first phellogen has developed from the epidermis. The character must be a mark of the subfamily *Maloideae* (Focko, 1894; Waisel, Liphschitz, 1975; Lotova, Timonin, 2002c) and presents sharp contrast with the subfamily *Spiraeoideae* (Lotova, Timonin, 1998a, b). Besides, subepidermal first phellogen, architecture of the secondary phloem, structure of the sieve tubes, and calcium oxalate styloids, all inherent to *Quillaja* (Lotova, Timonin, 1999), show rather distant affinity between *Dichotomanthes* and *Quillajoideae*. The thickened outer and radial walls in the phellem cells have their counterparts in some genera of both *Maleae* and *Crataegeae* tribes (Lotova, Timonin, 2002c). Structure of the sieve tube, axial phloem parenchyma, and crystal, patterns of the cortex, secondary phloem stereom, and dilatation all show similarities to some or all investigated *Maloideae* members. Therefore, the bark anatomy in *D. tristaniicarpa* does not confirm erecting separate subfamily *Dichotomanthoideae*.

The genus *Dichotomanthes*, as evidenced by its bark anatomy, is worth being included into subfamily *Maloideae*. The precise affinities between the genus and other members of the subfamily is hardly detectable with bark anatomy because the bark anatomy does not corroborate segregating tribes *Maleae* and *Crataegeae* (Lotova, Timonin, 2002c). The continuous stereom ring of the protophloem fibre clusters and sclereids which is revealed in the biennial branch of *D. tristaniicarpa* (fig. 1, *B*) is similar to those in the annual stem of *Lindleya mespiloides* HBK. (Lotova, Timonin, 2002c). If taxonomy of the subfamily were primarily based on the stereom pattern, the genus should be placed somewhere nearby or even included into the tribe *Lindleyeae*. Then, when included into the *Maloideae D. tristaniicarpa* blurs distinction between *Maleae* + *Crataegeae* complex and the tribe *Lindleyeae*.

The pattern of the bark in genus *Prinsepia* sharply contrasts with this in *Prunoideae* core taxa (Lotova, Timonin, 2002b). Sub-endodermal first phellogen in *Prinsepia* strongly opposes sub-epidermal one in typical *Prunoideae* members. The genus has circular rhytidome of thin periderms and secondary phloem in between while *Prunus* and its close alliances have mostly thick singular periderm and they retain the cortex inside. Distinctive rings of the secondary phloem fibres in *Prinsepia* markedly differ from the patterns of the secondary phloem fibres inherent to *Prunus*' affinities. Scanty crystalliferous parenchyma associated with the stereom in *Prinsepia* is dissimilar to bulky masses of the crystal-bearing cells which accompany rays in typical *Prunoideae* members. Besides, calcium oxalate polyhedrons are specific to *Prinsepia* but calcium oxalate druses are characteristic of typical *Prunoideae* members. Zones of the compressed soft phloem are evident in typical *Prunoideae* members and absent in *Prinsepia*. Mostly few-numbered sieve plates in *Prunus* and its alliances contrasts with exclusively simple ones in *Prinsepia*. So, the latter genus is unlikely to be a close relative of the *Prunus*' affinities.

Osmaronia which is often considered a member of the subfamily *Prunoideae* (Focko, 1894; Takhtajan, 1987, 1997; Kalkman, 1988; Hegi, 1995) and nearest relative of *Prinsepia* (Juel, 1927 cited by Sterling, 1963) likens to the genus in mainly simple sieve plates and absence of crystalliferous sheaths of the rays but it differs from the genus in sub-epidermal first phellogen, small masses of the compressed soft phloem, ray dilatation, and absence of the rhytidome and secondary phloem fibres (Lotova, Timonin, 2002b). Therefore, close relationship between the two genera is highly questionable.

Exochorda which was included into the subfamily *Prunoideae* by some taxonomists (Juel, 1918 — cited by Kalkman, 1988; Goldblatt, 1976; Takhtajan, 1987, 1997) shows numerous differences from *Prinsepia* in its bark anatomy. These are: sub-epidermal first phellogen, specific phellem cells, sclerenchyma masses in the cortex, short tangential plates of the secondary phloem fibres, noticeable tangential masses of compressed soft phloem, prismatic or cubic crystals of calcium oxalate (Lotova, Timonin, 2002b). That is why the close affinity between the genera must be unreal. Moreover, *Exochorda* has too specific bark anatomy to be included into the subfamily *Prunoideae* (Lotova, Timonin, 2002b).

In sum, we consider the bark anatomy in *Prinsepia* enough specific to recognise separate subfamily *Prinsepioideae* (Sterling, 1963; Takhtajan, 1987) contrary to many authors (Focko, 1894; Kalkman, 1988; Hegi, 1995; Takhtajan, 1997, etc.).

Acknowledgments

We are grateful to Dr. V. V. Nikitin (Komarov Botanical Institute, St. Petersburg) for providing us with voucher bark samples of *Dichotomanthes tristaniicarpa* and to Dr. M. V. Kostina (the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Science, Moscow) for permission to sample bark from cultivated plants of *Prinsepia utilis*.

LITERATURE CITED

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Goldblatt P. Cytotaxonomic studies in the tribe *Quillajeae* (*Rosaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1976. Vol. 63. N 2. P. 200—206.

Gladkova V. N. On the systematic position of the genus *Dichotomanthes* Kurz // Bot. J. (St. Petersburg). 1969. Vol. 54. N 3. P. 431—436. [In Russ.]

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin, 1995. Bd 4. Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2). X + 693 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae—Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except for *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2000. Vol. 85. N 11. P. 21—28.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 11. *Rosoideae*: *Alchemilla*, *Aphanes* and *Potaninia* // Bot. J. (St. Petersburg). 2002. Vol. 87. N 4. P. 102—109.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 12. *Prunoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2002. Vol. 87. N 5. P. 68—82.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 13. *Maloideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2002. Vol. 87. N 10. P. 31—53.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Sterling C. The affinities of *Prinsepia* (*Rosaceae*) // Am. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 3. P. 693—699.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. IV. *Pomoideae*: *Chamaemeles*, *Cotoneaster*, *Dichotomanthes*, *Pyracantha* // Am. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 1. P. 47—54.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. [In Russ.]

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

Waisel Y., Liphschitz N. Sites of phellogen initiation // Bot. Gaz. 1975. Vol. 136. N 2. P. 146—150.

РЕЗЮМЕ

Анатомическое строение коры *Dichotomanthes* в целом соответствует таковому представителей подсемейства *Maloideae*, но не позволяет выявить его более близкие родственные отношения. Более того, включение этого рода в подсемейство размывает границы по анатомии коры между выделяемыми в нем трибами. Кора *Prinsepia* настолько сильно отличается анатомически от коры таксонов, как безусловно относящихся к подсемейству *Prunoideae*, так и изредка включаемых в него, что правомерно выделять особое монотипное подсемейство *Prinsepioideae*.

УДК 576.316.7:582.675.1

© Л. М. Ишбирдина, Н. И. Федоров

КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ РОДА *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

L. M. ISHBIRDINA, N. I. FEDOROV. KARYOLOGIC ANALYSIS OF *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*) SPECIES IN THE SOUTHERN URALS

Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
Тел. 355362
E-mail: tohuraev@bioinst.bashkiria.ru
Поступила 15.08.2002
Окончательный вариант получен 27.12.2002

Исследованы кариотипы четырех южно-уральских видов рода *Delphinium*: *D. uralense*, *D. dictyocarpum*, *D. elatum* и *D. cuneatum*. Впервые описан кариотип эндема Южного Урала, реликта древних плейстоценовых степей *D. uralense*. Установлено, что плоидность *D. uralense* и *D. dictyocarpum* в изученных популяциях варьирует (2n = 16, 24, 32). Обнаружено существенное сходство кариотипов всех изученных видов. Внутривидовой кариотипический полиморфизм видоспецифичен и зависит как от экологических особенностей вида, так и от величины географического ареала и положения популяции относительно его границ.
Ключевые слова: кариотип, хромосомный полиморфизм, *Delphinium*.

К настоящему времени из растений родов *Aconitum* L. и *Delpkinium* L. (*Ranunculaceae*) выделен ряд дитерпеновых алкалоидов, на основе которых получены высокоэффективные медицинские препараты для лечения нарушений ритма сердца и заболеваний нервной системы (Юнусов, 1996). Растения рода *Delphinium* отличаются высокой изменчивостью морфологических признаков и состава алкалоидов (Ворошилов, 1952; Малютин, 1987; Цвелёв, 1996; Юнусов, 1996), поэтому в качестве дополнительных критериев внутри- и межвидовой дифференциации необходимо использовать добавочные характеристики, одной из которых, по-видимому, могут быть особенности кариотипа. Кариотипы видов рассматриваемого рода малоизучены, а на Южном Урале практически не изучались.

D. uralense Nevski и *D. dictyocarpum* DC. относятся к одной группе близкородственных видов секц. *Delphinastrum* aggr. *dictyocarpum* DC. (Цвелёв, 1996). Географические ареалы *D. uralense*, *D. dictyocarpum* и *D. elatum* L. частично перекрываются на Зилаирском плато при выраженном различии ценоареалов.

Вид *D. uralense* — реликт древних плейстоценовых степей, эндемик Южного Урала, слабоконкурентный вид ксерофитных каменистых степей, растительных сообществ на выходах коренных пород и уникальных лесостепных сообществ с лиственницей и дубом, где отсутствуют явно выраженные травянистые доминанты. Растения имеют типичный ксероморфный облик с густым коротким опушением стебля, средней высотой 50—70 см. Вид занесен в Красные книги Башкирской АССР и РСФСР (Красная..., 1987, 1988). Представляется интересным сравнение его кариотипа с кариотипом морфологически близкого к нему *D. dictyocarpum* DC.

Вид *D. dictyocarpum* более конкурентоспособен и встречается в сообществах мезоксерофитных степей, остепненных лугов и лесных опушек на развитых почвах. Облик растений этого вида — мезоморфный с длинным редким опушением стебля, средней высотой 100—120 см.

В Башкирии *D. elatum* встречается в Предуралье, Зауралье и горной части Южного Урала. Вид в основном приурочен к высокотравным сообществам на хорошо дренированной почве с проточным постоянным увлажнением: лесным влажным логам и берегам лесных рек, а в горах — к северным крутым склонам с горными, неполноразвитыми почвами. Это — типичный мезогигрофитный многолетник, достигающий высоты 250 см и имеющий хорошо развитое корневище.

D. cuneatum Stev. ex DC. имеет по сравнению с *D. elatum* более мезофитную и мезоксерофитную ориентацию. В Башкирии ареал вида невелик и не выходит за пределы Белебеевского плато. Он встречается в основном в окрестностях озер Аслыкуль и Кандрыкуль в сообществах ксерофитизированных лесных опушек и остепненных редкостойных лесах. По морфологическому строению вид похож на *D. elatum*, основным отличием является рельефное клиновидное основание листьев.

По данным литературы, число хромосом у *D. dictyocarpum* 2n = 16. *D. elatum* и *D. cuneatum* — тетраплоиды с 2n = 32 (Хромосомные..., 1961). Сведения по числу хромосом у *D. uralense* до сих пор не публиковались. Целью исследования являлось определение числа хромосом у *D. uralense*, *D. dictyocarpum*, *D. elatum* и *D. cuneatum*, произрастающих на Южном Урале, и изучение морфологических особенностей кариотипов южно-уральских дельфиниумов.

Материалы и методы

В качестве материала для исследования использовались корешки проростков четырех видов рода *Delphinium* (*D. uralense*, *D. dictyocarpum*, *D. elatum*, *D. cuneatum*). Семена собраны в 1998—1999 гг. на территории Башкирии: в Зилаирском районе в западной холмисто-увалистой части Зилаирского плато и его центральной части (*D. uralense* соответственно: основная и дополнительная выборки, расстояние между которыми составило 10 км); на западных отрогах Зилаирского плато (*D. dictyocarpum*, основная выборка); в Уфимском и Иглинском районах (*D. elatum* соответственно: основная и дополнительная выборки, расстояние между которыми составило 50 км); на Белебеевском плато в окрестностях оз. Кандрыкуль (*D. cuneatum*, основная выборка). Перед проращиванием семена подвергались 2—3-месячной холодной стратификации при 2—3 °С. Кариотипы видов изучались с использованием метода временных давленых препаратов (Паушева, 1974), приготовленных по стандартной методике с предобработкой в колхицине (0.2 %), фиксацией в фиксаторе Карнуа и консервацией в 70 %-м спирте. Материал для исследования окрашивался в ацетокармине и ацетоорсеине. Просмотр и фотосъемка производились на микроскопе МБИ-6. Кариотип анализировался у 80 проростков каждого вида из основных выборок и 25 проростков из дополнительных выборок (*D. uralense*, *D. elatum*). Морфометрические параметры хромосом определялись в метафазных пластинках 30 проростков каждого вида. Для характеристики кариотипов были использованы параметры относительной длины хромосом и центромерный индекс.

Результаты и обсуждение

Для удобства анализа полученных результатов целесообразно сначала рассмотреть кариотипы близких видов *D. uralense* и *D. dictyocarpum*, а затем — *D. elatum* и *D. cuneatum*.

Кариотипы *Delphinium uralense* и *D. dictyocarpum*

В результате проведенных исследований установлено, что плоидность *D. uralense* и *D. dictyocarpum* в изученных популяциях варьирует (2n = 16, 32), при этом у обоих

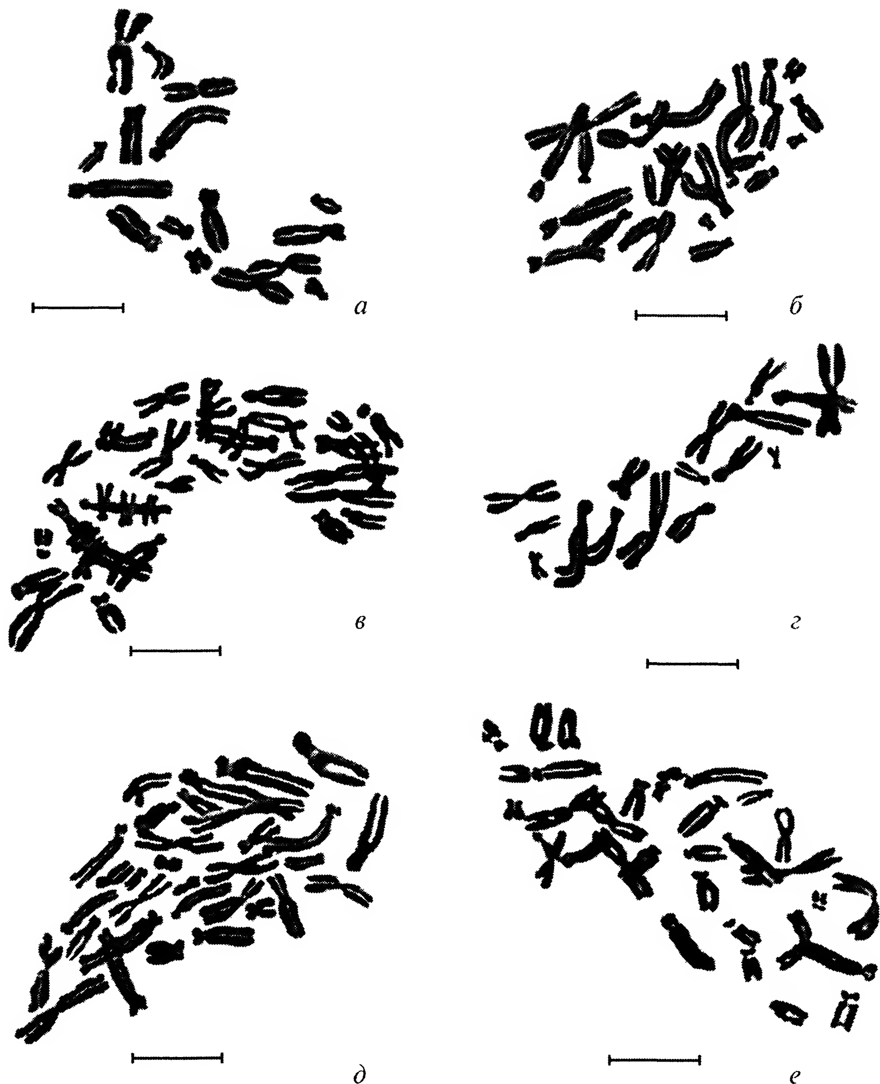


Рис. 1. Метафазные пластинки.

Delphinium uralense: *а* — 2n = 16, *б* — 2n = 24, *в* — 2n = 32; *D. dictyocarpum*: *г* — 2n = 16; *D. elatum*: *д* — 2n = 32; *D. cuneatum*: *е* — 2n = 32. Масштабная линейка — 5 мкм.

видов выявлены триплоидные проростки (2n = 24). Метафазные пластинки видов представлены на рис. 1. Хромосомные наборы изучаемых видов с диплоидным набором хромосом содержат 2 пары метацентрических хромосом (II, V пары), 5 пар субакроцентриков (I, III, IV, VI, VII пары) и 1 пару субметацентриков (VIII пара), что соответствует определению общего «кариотипа *Delphinium*», данного Г. А. Левитским (1976, с. 294—295): «...кариотип, состоящий по большей части из двух пар нормальных двуплечих хромосом и 6 головчатых...». Большая асимметричность кариотипа, обнаруженная нами у этих видов, характерна для продвинутых в эволюционном плане видов рода *Delphinium*, более примитивные группы имеют большее количество метацентриков в наборе (Малютин, 1973; Blanche et al., 1990). Размеры хромосом в кариотипах дельфиниумов варьируют от 7.5—5.5 в I—IV парах до 3.2—2.1 мкм в VII—VIII парах гомологов. Постепенное уменьшение длин субакроцентрических хромосом IV, VI, VII, VIII пар гомологов затрудняет их идентификацию в кариотипах, поэтому они

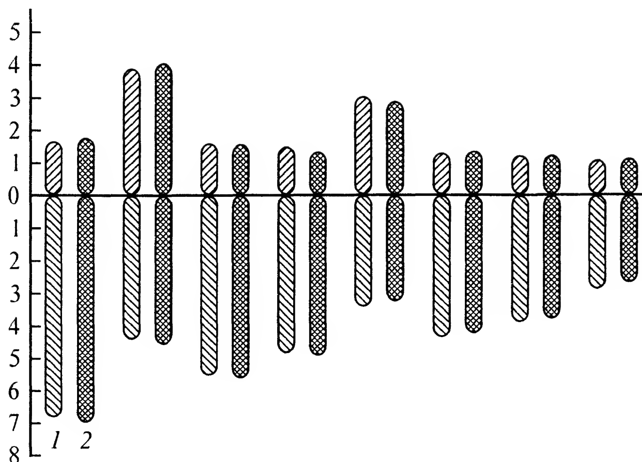


Рис. 2. Идиограммы кариотипов *Delphinium uralense* и *D. dictyocarpum*.

На оси ординат отмечена относительная длина хромосом (%):
1 — Delphinium uralense, 2 — D. dictyocarpum.

определялись по их пропорциональной длине для каждой метафазной пластинки (рис. 2, табл. 1). Различия кариотипов этих двух видов статистически не достоверны. Большое сходство кариотипов разных видов в пределах одного рода сем. *Ranunculaceae* описано также в родах *Anemone* L., *Pulsatilla* Mill., *Clematis* L. (Стародубцев, 1983, 2000; Шрагер, Малахова, 1981; Серов, 1989). Тем не менее у *D. uralense* и *D. dictyocarpum* обнаружено различие кариотипов по степени варьирования морфометрических параметров хромосом (табл. 1), причем оно выражено у них не в одинаковой степени. Диапазон изменения центромерного индекса I, III, IV, V, VI, VII и VIII пар гомологов у *D. dictyocarpum* шире, чем у *D. uralense*. В значительной степени это является следствием того, что в гомологичных парах субакроцентрических хромосом один из гомологов может быть акроцентриком или субметацентриком, а в VIII паре — метацентриком. Это иллюстрирует картина сравнения представленности частот типов хромосом в гомологичных парах (табл. 2). В выборке *D. dictyocarpum* можно выделить 12 вариантов кариотипов с различной комбинацией распределения акроцентриков, субакроцентриков, субметацентриков и метацентриков в парах гомологов. Разнообразие по типам хромосом среди гомологов в основной выборке *D. uralense* позволило выделить 7 вариантов кариотипов. Доля проростков с вариантами кариотипов, когда один или оба гомолога в парах хромосом является акроцентриком, у *D. uralense* составила 50 % (отмечены в 3 вариантах), а у *D. dictyocarpum* — 68 % (отмечены в 7 вариантах). Таким образом, процент присутствия акроцентриков среди гомологичных им субметацентриков значительно выше у *D. dictyocarpum*. У *D. uralense* акроцентрические гомологи не обнаружены в IV и VII парах хромосом. Отличием является и то, что один из гомологов VIII пары хромосом у *D. dictyocarpum* в 26 % рассмотренных образцов оказался метацентриком. Большая вариабельность среди гомологичных хромосом кариотипов одной популяции вида отмечена также, например, у родов *Allium* L., *Daiswa* Raf., *Paris* L., *Trillium* L. и др. (Вахтина, 1971; Малахова, 1998; Коцеруба, 2001 и др.). Большой внутривидовой полиморфизм кариотипа *D. dictyocarpum* позволяет предположить, что вид находится в процессе активной дивергенции и видообразования (Коцеруба, 2001).

Изменчивым внутривидовым признаком является наличие спутников у VI субметацентрической пары гомологов. Спутники обнаружены в выборке *D. dictyocarpum* у 25 % исследованных проростков. Аналогичные спутники VI пары хромосом выявлены у *D. uralense* в основной выборке у 10 % изученных особей. Спутники шаровидные, на очень коротких нитях, прикрепленных к короткому плечу.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика кариотипов *Delphinium uralense* и *D. dictyocarpum* по морфометрическим параметрам хромосом

Пары гомологичных хромосом	Относительная длина хромосом, %				Центромерный индекс, %			
	D. uralense	Коэффициент вариации	*D. dictyocarpum*	Коэффициент вариации	*D. uralense*	Коэффициент вариации	*D. dictyocarpum*	Коэффициент вариации
I	8.32±0.28	9.3	8.63±0.3	9.7	18.58±0.76	11.4	19.72±1.52	21.5
II	8.09±0.27	9.4	8.46±0.26	8.6	46.88±0.96	5.74	47.05±0.81	4.8
III	6.87±0.13	5.3	6.96±0.18	7.0	20.93±1.24	16.5	20.52±1.56	21.2
IV	6.12±0.12	5.5	6.11±0.14	6.5	21.99±1.05	13.3	20.16±1.27	17.7
V	6.33±0.19	8.5	5.96±0.2	9.2	47.41±0.81	4.78	46.96±0.86	5.1
VI	5.49±0.1	5.0	5.43±0.09	4.8	22.23±1.16	14.6	23.13±1.36	16.4
VII	4.95±0.09	5.2	4.84±0.11	6.3	23.03±1.16	14	22.72±1.45	17.8
VIII	3.81±0.15	11	3.67±0.22	16.6	25.24±1.32	14.6	29.11±2.58	24.8

Разнообразие внутривидовой и межвидовой изменчивости кариотипов обусловлено также колебанием плоидности. Анализ кариотипов проростков семян из дополнительной выборки *D. uralense*, расположенной ближе к южным границам ареала вида и приуроченной к луговым сообществам в верховьях логов Зилаирского плато, выявил абсолютное доминирование тетраплоидной формы (2n = 32). Семена были собраны на растениях, морфологически несколько отличающихся от типичной формы: при наличии цветков, идентичных *D. uralense*, они достигали высоты более 120 см и их стебли в средней и нижней частях имели редкое длинное опушение, как у растений *D. dictyocarpum*. В то же время при изучении кариотипов проростков из основных выборок *D. uralense* и *D. dictyocarpum* установлено, что 29 % проростков *D. uralense* имеют тетраплоидный набор хромосом (2n = 32), а 28 % — триплоидный (2n = 24). У *D. dictyocarpum* обнаружены также тетра- и триплоиды и их доля в выборке составляет соответственно 24 и 21 %. Расстояние между основными выборками этих видов не превышало 3 км, а между ними вдоль русла небольшой реки, прорезывающей сырт Зилаирского плато, произрастают растения *D. elatum*. Семена, давшие такие проростки, были собраны на растениях с типичными для видов морфотипами, а происхождение этих семян может быть результатом либо межвидовой гибридизации: *D. uralense* × *D. dictyocarpum* (в случае тетраплоидных проростков), *D. uralense* × *D. elatum*, *D. dictyocarpum* × *D. elatum* (триплоидные проростки), либо автополиплоидии. Для выяснения жизнеспособности тетра- и триплоидных проростков, скорости их роста и стерильности необходимы дополнительные исследования, поскольку одни авторы утверждают, что у полиплоидов наблюдаются повышение темпов развития и сокращение их сроков (Зюмченко, Анисимов, 2000), а другие, напротив, констатируют замедление скорости роста полиплоидов (Грант, 1984). Пока неясны также доля участия тетра- и триплоидных особей в естественных сообществах и их морфологическое отличие от диплоидов. Проблема идентификации морфологически неотличимых тетраплоидных экземпляров, например в диплоидной популяции *Delphinium carolianum*, решалась лишь подсчетом хромосом (Warnock, 1990).

Вопрос о жизнеспособности триплоидных особей изучаемых видов возникает вследствие того, что у 34 % триплоидов *D. uralense* и 9 % — *D. dictyocarpum* обнаружены хромосомные аберрации: концевые хроматидные и хромосомные делеции с образованием коротких фрагментов и безцентромерных и центромерных колец, возникновение надетых колец. В метафазных пластинках триплоидов отмечены случаи соматической конъюгации некоторых хромосом с полной конъюгацией всех трех гомологов.

ТАБЛИЦА 2.

Разнообразие кариотипов *Delphinium uralense* и *D. dictyocarpum* по представленности типов хромосом в парах гомологов

Варианты кариотипов	Доля вариантов кариотипов в выборке, %	Группы гомологичных хромосом																				
		I			II		III			IV			V		VI			VII			VIII	
		А	СА	СМ	М	М	А	СА	СМ	А	СА	СМ	М	М	А	СА	СМ	А	СА	СМ	СА	СМ	М
											Delphiniium uralense												
1	30	—	2	—	1	1	1	—	1	—	2	—	1	1	—	2	—	—	2	—	2	—	—
2	20	—	2	—	1	1	—	2	—	—	2	—	1	1	—	2	—	—	1	1	1	1	—
3	10	1	1	—	1	1	—	2	—	—	2	—	1	1	—	2	—	—	2	—	2	—	—
4	10	2	—	—	1	1	—	2	—	—	2	—	1	1	—	1	1	—	1	1	1	1	—
5	10	—	1	1	1	1	—	2	—	—	—	2	1	1	—	—	2	—	2	—	—	2	—
6	10	—	2		1	1	—	—	2	—	—	2	1	1	—	—	2	—	—	2	—	2	—
7	10	—	1	1	1	1	—	1	1	—	2	—	1	1	—	2	—	—	2	—	1	1	—
											Delphinium dictyocarpum												
1	10	1	1	—	1	1	1	1	—	1	1	—	1	1	—	2	—	—	1	1	—	2	—
2	10	1	1	—	1	1	—	2	—	1	1	—	1	1	1	—	1	—	—	2	—	2	—
3	10	2	—	—	1	1	1	1	—	—	2	—	1	1	1	1	—	—	2	—	—	1	1
4	10	2	—	—	1	1	—	2	—	1	1	—	1	1	1	1	—	—	2	—	1	1	—
5	10	—	2	—	1	1	1	—	1	—	1	1	1	1	—	2	—	1	1	—	—	2	—
6	10	—	2	—	1	1	—	2	—	—	1	1	1	1	—	1	1	1	1	—	—	2	—
7	10	—	2	—	1	1	—	2	—	—	2	—	1	1	—	1	1	—	2	—	1	1	—
8	8	—	1	1	1	1	1	1	—	—	2	—	1	1	—	—	2	—	2	—	1	—	1
9	8	—	1	1	1	1	—	1	1	—	—	2	1	1	—	2	—	—	2	—	1	—	1
10	8	—	2	—	1	1	—	1	1	—	1	1	1	1	—	1	1	—	2	—	—	2	—
11	3	—	1	1	1	1	—	2	—	—	2	—	1	1	—	2	—	—	1	1	—	2	—
12	3	—	2	—	1	1	—	1	1	—	—	2	1	1	—	2	—	—	2	—	—	2	—

Примечание. А — акроцентрические, СА — субакроцентрические, СМ — субметацентрические, М — метацентрические хромосомы.

Поли- и миксоплоидия в естественных популяциях растений описаны для видов ряда семейств *Ranunculaceae*, *Liliaceae*, *Asteraceae*, *Tiliaceae* (Малахова, Маркова, 1982; Milan, 1994; Пулькина, 1997; Буторина, Гаврилов, 2001) и являются проявлением механизма индивидуальной приспособленности растений к варьирующим условиям среды обитания (Буторина, Гаврилов, 2001), поскольку их генотип обладает большим буферным объемом как в физиологическом, так и в репродуктивном (Грант, 1984) отношении. Число хромосом, как отмечал А. В. Яблоков (1987), это лишь одна из морфологических характеристик конкретной особи и его довольно затруднительно рассматривать как стабильный генетический признак. Возможно, это относится и к кариотипам изучаемых видов дельфиниумов.

Кариотипы *Delphinium elatum* и *D. cuneatum*

Размеры хромосом в кариотипах *D. elatum* и *D. cuneatum* варьируют от 6—5.2 в I—VI парах до 2.1—1.8 мкм в XV—XVI парах гомологов. Метафазные пластинки видов приведены на рис. 1. Наборы кариотипов представлены 4 парами метацентрических хромосом (III, IV, IX, X), 6 парами субакроцентриков у *D. elatum* (I, II, V, VI, VII, VIII) и 4 парами субакроцентриков у *D. cuneatum* (I, II, V, VI), 4 парами субметацентриков у *D. elatum* (XI, XII, XIII, XIV) и 6 парами субметацентриков у *D. cuneatum* (VII, VIII, XI, XII, XIII, XIV), один из гомологов XV и XVI пар хромосом в кариотипе тетраплоидов является субакроцентриком (*D. cuneatum*) или субметацентриком (*D. elatum*), а второй — метацентриком (рис. 3). По общей морфологии гомологов хромосомные наборы этих видов различаются слабо (табл. 3). Статистический анализ морфометрических параметров кариотипов, усредненных по гаплоидному набору, показал достоверные различия лишь по относительной длине VI и VIII групп хромосом (по гаплоидному составу). Различие длины гомологов у близких видов с одинаковым числом хромосом связывают с множественными локальными дупликациями, выражающимися в изменении размеров хромосом и количества ДНК в них (Павулсоне и др., 1970).

В изученных выборках выявлена тенденция большего диапазона варьирования морфометрических параметров у *D. elatum* по сравнению с *D. cuneatum* (табл. 3). В гомологичных группах субакроцентрических хромосом у тетраплоидов, так же как и в парах у диплоидов, один или несколько гомологов могут быть акроцентриками или субметацентриками (табл. 4). Анализ в группах гомологов по представленности частот типов хромосом показал, что в выборке *D. elatum* выделяется 23 варианта кариотипа с различной комбинацией распределения акроцентриков, субакроцентриков и субметацентриков, а у *D. cuneatum* — 16. Доля проростков с вариантами кариотипов, когда один или несколько гомологов в группах хромосом является акроцентриком, у *D. elatum* составила 80 % (отмечены в 18 вариантах), а у *D. cuneatum* — 31 % (отмечены в 7 вариантах). Таким образом, кариотип в выборке *D. elatum* отличается значительно бо́льшим разнообразием и большей представленностью акроцентриков в группах гомологичных им субакроцентриков и субметацентриков, чем у *D. cuneatum*.

При изучении кариотипа *D. elatum* в дополнительной выборке (Иглинский район) было установлено, что встречаемость особей, имеющих соматические клетки с числом хромосом 48, 54, 70, превысила 50 %. На расстоянии 1 км от данной выборки частота встречаемости растений, у которых были обнаружены клетки с отклонениями от нормального числа хромосом, не превышала 1 %. При этом в первом случае растения *D. elatum* произрастали под высоковольтной линией электропередач в пойме небольшой речки и характеризовались недоразвитостью верхней части соцветия, что приводило к снижению их репродуктивной способности. Возможно, что данное явление в определенной степени было обусловлено изменением уровня плоидности, вызванное длительным воздействием электромагнитных полей. В то же время следует отметить, что в данной выборке *D. elatum* встречаются растения со слабым железистым опуше-

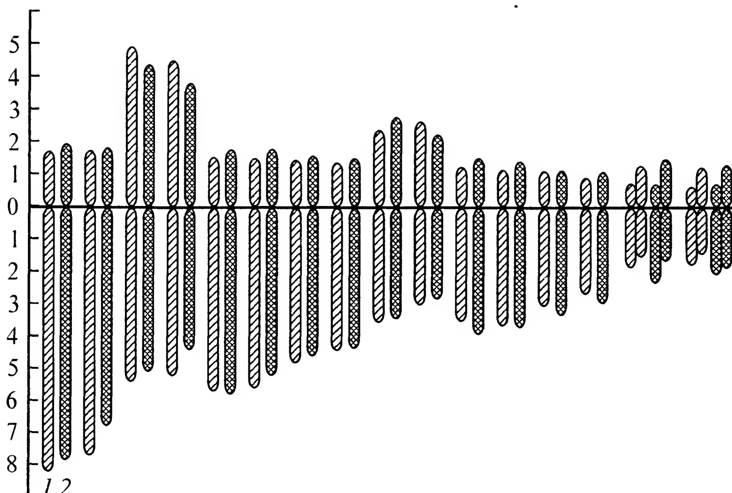


Рис. 3. Идиограммы кариотипов *Delphinium elatum* и *D. cuneatum*.

На оси ординат отмечена относительная длина хромосом (%). В XV и XVI парах хромосом показаны оба гомолога. *1* — *Delphinium elatum*; *2* — *D. cuneatum*.

нием в соцветии, которое является диагностическим признаком *D. alpinum* Waldst. et Kit., и полиплоиды могут являться результатом межвидовой гибридизации.

Сравнение кариотипов четырех южно-уральских видов рода *Delphinium* показало существенное сходство в общем морфологическом строении гомологичных хромосом. В то же время необходимо отметить, что длина хромосом у тетраплоидов — *D. elatum* и *D. cuneatum* — несколько меньше или равна длине их гомологов у видов с доминированием особей с диплоидным набором хромосом — *D. uralense* и *D. dictyocarpum*. Статистически достоверно различаются величины центромерного индекса при попарном сравнении у *D. uralense* и *D. cuneatum* в IV, V и VI группах гомологов, а у *D. dictyocarpum* и *D. cuneatum* — в III, IV и V группах гомологичных хромосом. При общей сходности морфологического строения хромосом у всех четырех изученных видов дельфиниумов наблюдается отличие по самым маленьким гомологам кариотипов. Так, VIII пара хромосом у *D. uralense* и *D. dictyocarpum* представлена субмета-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика кариотипов *Delphinium elatum* и *D. cuneatum* по морфометрическим параметрам хромосом

Группы гомологичных хромосом	Относительная длина хромосом, %				Центромерный индекс, %			
	D. elatum	Коэффициент вариации	*D. cuneatum*	Коэффициент вариации	*D. elatum*	Коэффициент вариации	*D. cuneatum*	Коэффициент вариации
I	4.81±0.16	11.1	4.63±0.15	10.7	17.69±1.14	21.4	20.88±1.23	32.7
II	4.99±0.18	11.8	4.44±0.16	12.1	46.99±0.83	5.8	46.44±0.71	2.8
III	3.55±0.11	9.9	3.66±0.07	6.1	20.95±1.5	23.8	23.89±1.0	11
IV	2.96±0.11	12.4	3.01±0.06	6.9	22.64±1.4	20.6	25.68±1.37	11.7
V	2.72±0.24	29.5	2.77±0.17	20	45.31±1.27	9.27	44.43±1.12	6.8
VI	2.38±0.1	13.2	2.63±0.05	6.5	25.19±1.83	24.1	26.84±1.31	12.1
VII	1.93±0.1	17.2	2.13±0.06	8.6	26.44±1.72	21.6	25.89±1.35	14.2
VIII-1	1.40±0.07	13.4	1.71±0.04	6.8	27.33±1.79	18.3	23.67±1.76	16.1
VIII-2	1.59±0.13	22.4	1.76±0.08	12.2	44.88±2.05	12.8	46.30±1.06	9.1

ТАБЛИЦА 4

Разнообразие кариотипов *Delphinium elatum* и *D. cuneatum* по представленности типов хромосом в группах гомологов

Варианты кариотипов	Доля вариантов кариотипов в выборке, %	Группы гомологичных хромосом																				
		I			II		III			IV			V		VI			VII			VIII		
		A	CA	CM	M	M	A	CA	CM	A	CA	CM	M	M	A	CA	CM	A	CA	CM	CA	CM	M
												Delphinium elatum											
1	10	1	3	—	2	2	—	3	1	—	1	3	2	2	—	—	4	—	—	4	—	2	2
2	10	1	3	—	2	2	1	3	—	—	4	—	2	2	—	4	—	—	3	1	1	1	2
3	6.7	4	—	—	2	2	2	2	—	2	2	—	2	2	—	4	—	1	3	—	—	2	2
4	6.7	1	3	—	2	2	—	2	2	—	4	—	2	2	—	3	1	—	1	3	2	—	2
5	6.7	—	2	2	2	2	—	2	2	—	—	4	2	2	—	—	4	—	1	3	1	1	2
6	3.3	4	—	—	2	2	3	1	—	1	3	—	2	2	—	4	—	2	2	—	1	1	2
7	3.3	4	—	—	2	2	2	2	—	1	3	—	2	2	—	4	—	—	2	2	1	1	2
8	3.3	3	1	—	2	2	1	3	—	—	4	—	2	2	1	3	—	1	2	1	—	2	2
9	3.3	3	1	—	2	2	1	3	—	1	2	1	2	2	1	1	2	—	2	2	—	2	2
10	3.3	3	1	—	2	2	1	2	1	1	3	—	2	2	—	—	4	—	4	—	1	1	2
11	3.3	3	1	—	2	2	—	3	1	—	4	—	2	2	—	1	3	—	1	3	—	2	2
12	3.3	3	—	1	2	2	1	3	—	1	3	—	2	2	1	3	—	—	4	—	1	1	2
13	3.3	2	1	1	2	2	1	2	1	—	1	3	2	2	1	2	1	1	1	2	—	2	2
14	3.3	2	2	—	2	2	1	3	—	—	2	2	2	2	—	1	3	—	—	4	1	1	2
15	3.3	2	2	—	2	2	—	2	2	—	2	2	2	2	—	1	3	—	—	4	1	1	2
16	3.3	1	3	—	2	2	—	3	1	1	3	—	2	2	1	3	—	1	—	3	1	1	2
17	3.3	—	2	2	2	2	1	3	—	2	1	1	2	2	—	—	4	—	—	4	—	2	2
18	3.3	—	2	2	2	2	—	1	3	1	—	3	2	2	—	1	3	1	2	1	—	2	2
19	3.3	—	2	2	2	2	—	2	2	—	2	2	2	2	1	2	1	—	—	4	—	2	2
20	3.3	—	2	2	2	2	—	2	2	—	3	1	2	2	—	3	1	—	2	2	1	1	2
21	3.3	—	2	2	2	2	—	4	—	—	3	1	2	2	—	—	4	—	3	1	—	2	2
22	3.3	—	2	2	2	2	—	4	—	—	4	—	2	2	—	3	1	—	1	3	—	2	2
23	3.3	—	3	1	2	2	—	3	1	—	4	—	2	2	—	1	3	—	—	4	1	1	2

Delphinium cuneatum

1	13	1	3	—	2	2	—	2	2	—	3	1	2	2	—	1	3	—	2	2	1	1	2
2	13	—	4	—	2	2	—	3	1	—	1	3	2	2	—	1	3	—	—	4	1	1	2
3	10	—	1	3	2	2	—	2	2	—	2	2	2	2	—	1	3	—	—	4	2	—	2
4	10	—	2	2	2	2	—	3	1	—	1	3	2	2	—	3	1	—	2	2	1	1	2
5	8	—	3	1	2	2	—	—	4	—	—	4	2	2	—	2	2	—	—	4	1	1	2
6	8	—	3	1	2	2	—	3	1	—	2	2	2	2	—	2	2	—	3	1	2	—	2
7	8	—	2	2	2	2	—	3	1	—	—	4	2	2	—	3	1	—	1	3	1	1	2
8	6	—	2	2	2	2	—	1	3	—	1	3	2	2	—	1	3	—	1	3	1	1	2
9	3	1	1	2	2	2	—	3	1	1	2	1	2	2	—	1	3	—	1	3	—	2	2
10	3	1	2	1	2	2	—	3	1	—	3	1	2	2	—	1	3	—	2	2	1	1	2
11	3	2	2	—	2	2	—	3	1	—	—	4	2	2	—	—	4	—	1	3	2	—	2
12	3	2	—	2	2	2	—	3	1	1	—	3	2	2	—	—	4	—	2	2	1	1	2
13	3	3	1	—	2	2	—	1	3	—	—	4	2	2	—	—	4	2	—	2	1	1	2
14	3	—	1	3	2	2	1	3	1	—	1	3	2	2	—	—	4	—	1	3	2	—	2
15	3	—	2	2	2	2	—	4	—	—	3	1	2	2	—	2	2	—	2	2	1	1	2
16	3	—	1	3	2	2	—	3	1	—	2	2	2	2	—	3	1	—	3	1	1	1	2

Примечание. См. табл. 2.

центриками (у *D. dictyocarpum* один из гомологов может быть метацентриком), гомологичные им самые маленькие хромосомы в наборе — XV и XVI пары у тетраплоидов представлены субметацентриком (*D. elatum*) или субакроцентриком (*D. cuneatum*) и метацентриком (у обоих видов). Общее морфологическое сходство кариотипов установлено и у видов рода *Aconitum*, например для *A. excelsum* и *A. leucostomum* (Малахова и др., 1976).

Внутривидовая вариабельность морфометрических параметров хромосом у изученных южно-уральских видов дельфиниумов и доля акроцентриков в кариотипе в целом возрастают вдоль градиента влажности, коррелирующего с градиентом увеличения ценотического давления в сообществе. По варьированию представленности типов хромосом в группах гомологов у *D. uralense* выявлено 7 вариантов кариотипа, *D. dictyocarpum* — 12, *D. cuneatum* — 16, у *D. elatum* — 23 варианта.

Представленность проростков с вариантами кариотипов, когда один или несколько гомологов в группах хромосом является акроцентриком, у *D. cuneatum* составила 31 % (отмечено в 7 вариантах), *D. uralense* — 50 % (в 3 вариантах), *D. dictyocarpum* — 68 % (в 7 вариантах), *D. elatum* — 80 % (отмечены в 18 вариантах). Вариабельность кариотипа и доля акроцентриков в кариотипе зависят, возможно, также и от величины географического ареала вида и положения выборки относительно него, а также широты фитоценоареала. Невысокая вариабельность кариотипа и небольшая доля акроцентриков в нем у *D. cuneatum* по сравнению с *D. elatum*, возможно, связаны с эффектом края ареала и «островным» расположением выборки, так как основной географический ареал этого вида приурочен к европейской части России, а в Башкирии *D. cuneatum* произрастает локально на самой восточной границе своего ареала и имеет узкий фитоценоареал. Невысокая вариабельность кариотипа у *D. uralense* и

сравнительно небольшая представленность в нем акроцентриков, видимо, также связаны с эндемичностью вида: небольшим географическим ареалом, узким фитоценотическим ареалом и более древним происхождением. Высокая вариабельность кариотипа *D. elatum* и значительная доля акроцентриков в нем, вероятно, являются следствием широты его географического и, в определенной степени, широты фитоценотического ареалов и, возможно, более поздним происхождением вида.

Выводы

В результате проведенных исследований установлено хромосомное число реликтового вида, эндема Южного Урала *D. uralense* и вида *D. dictyocarpum* (2n = 16, 32). В изученных выборках *D. uralense* и *D. dictyocarpum* обнаружена большая доля тетра- и триплоидных проростков, что может быть результатом как их гибридизации друг с другом и с *D. elatum* (*D. uralense* × *D. dictyocarpum* (2n = 32), *D. uralense* × *D. elatum*, *D. dictyocarpum* × *D. elatum* (2n = 24)), так и результатом автополиплоидии.

У систематически близких видов *D. uralense* и *D. dictyocarpum* обнаружено большое сходство в общем морфологическом строении гомологичных хромосом. Для тетраплоидных видов *D. elatum* и *D. cuneatum* (2n = 32) также установлены сходные по морфологии кариотипы, статистически достоверно различающиеся только по длине некоторых гомологов. Кариотипы *D. elatum* и *D. cuneatum* отличаются от кариотипов *D. uralense* и *D. dictyocarpum* наличием метацентрических гомологов в самых маленьких парах хромосом кариотипов и несколько меньшей длиной гомологов. Обнаружено статистически достоверное различие некоторых групп гомологов по значениям центромерного индекса *D. cuneatum* от *D. uralense* и *D. dictyocarpum*. В целом, кариотипы четырех изученных видов имеют большое сходство в общем морфологическом строении гомологичных хромосом.

Внутривидовая вариабельность кариотипов и представленность в них акроцентриков возрастают вдоль градиентов усиления влажности и увеличения ценотического давления по ряду: типично ксерофитный вид *D. uralense*, более мезофитные *D. dictyocarpum* и *D. cuneatum*, мезогигрофит *D. elatum*. Кроме того, внутривидовая вариабельность и представленность акроцентриков в кариотипе в значительной степени, вероятно, определяются величиной географического ареала вида и расположением выборки относительно его пределов, а также широтой фитоценоареала видов. У видов с небольшим, локальным ареалом (*D. uralense*) или в «островных» пограничных популяциях (*D. cuneatum*) с узким фитоценоареалом сравнительно невысока внутривидовая вариабельность кариотипа и мала доля проростков, кариотип которых содержит акроцентрические хромосомы. Виды, имеющие широкий географический ареал и более разнообразный фитоценоареал (*D. dictyocarpum*, *D. elatum*), проявляют сравнительно более высокую вариабельность кариотипов и бóльшую представленность в них акроцентриков. Таким образом, полиморфизм кариотипов в выборках изученных видов представляет собой интегрирующую составляющую, зависящую как от широты фитоценотического ареала, так и величины географического ареала вида и расположения выборки относительно его пределов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буторина А. К., Гаврилов И. А. Цитогенетическое изучение некоторых видов рода *Tilia* L. // Цитология. 2001. Т. 43. № 10. С. 934—939.

Вахтина Л. И. Сравнительно-кариологическое исследование видов *Allium* секций *Cepa* Prokh., *Haplostemon* Boiss. и *Allium* // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 8. С. 1153—1161.

Ворошилов В. Н. Об аконите высоком и близких к нему видах на территории СССР // Бюл. Гл. Бот. сада. 1952. Вып. 11. С. 59—63.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 526 с.

Зюмченко Н. Е., Анисимов А. П. Эволюционные закономерности проявления соматической полиплоидии в слюнных железах брюхоногих моллюсков. I. Подклассы *Cyclobranchia* и *Scutibranchia* // Цитология. 2000. Т. 42. № 7. С. 710—718.

Коцеруба В. В. Внутривидовой полиморфизм кариотипа у *Daiswa hainanensis* subsp. *vietnamensis* Takht. // Цитология. 2001. Т. 43. № 11. С. 1075—1079.

Красная книга Башкирской АССР / Под ред. Е. В. Кучерова. Уфа, 1987. 210 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Левитский Г. А. Цитология растений. М., 1976. 351 с.

Малахова Л. А. Кариологический анализ *Allium nutans* (*Alliaceae*). 3. Кариотипы растений, полученных клоновым размножением // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 51—56.

Малахова Л. А., Козлова А. А., Карташова Н. Н. Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. III. Сравнительный анализ кариотипов трех видов борца *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1137—1141.

Малахова Л. А., Маркова Т. А. Сравнительно-кариологический анализ двух видов борца (*Aconitum* L., *Ranunculaceae*), относящихся к различным секциям // Филогения высших растений. М., 1982. С. 82—90.

Малютин Н. И. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 12. С. 1710—1721.

Малютин Н. И. Система рода *Delphinium* (*Ranunculaceae*), основанная на морфологических признаках семян // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 683—693.

Павулсоне С. А., Иорданский А. Б., Гиндилис В. М. Сравнительный морфометрический анализ хромосом *Allium сера* L. и *Allium fitulosum* L. // Генетика. 1970. Т. 6. № 2. С. 40—55.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 304 с.

Пулькина С. В. Хромосомный полиморфизм у видов рода *Centaurea* L. и *Crepis* L. (сем. *Asteraceae* Dumort.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1997. 17 с.

Серов В. П. Исследование кариотипов представителей рода *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 967—972.

Стародубцев В. Н. Цитотаксономическое исследование дальневосточных видов рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1013.

Стародубцев В. Н. О кариотипе и систематическом положении *Pulsatilla integrifolia* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 80—85.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых родах семейства лютиковых (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 112—122.

Шрагер Л. Н., Малахова Л. А. Анализ кариотипов *Adonis vernalis* и *Clematis integrifolia* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 438—440.

Юнусов М. С. Дитерпеновые алкалоиды флоры России и сопредельных государств // Баш. хим. журн. 1996. Т. 3. № 1—2. С. 17—37.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Blanche C., Molero J., Simon J. Cytotaxonomy of north african species of *Delphinium* L. Sect. *Delphinium* (*Ranunculaceae*) // Collect. bot. 1990. N 18. P. 12.

Milan L. Kariotipske varijabilnosti u popupacijama vrste *Ornithogalum comosum* L. (*Liliaceae*) // Zb. Sazet. priopcen. 5 Kongr. Biol. Hrv., Pula, 3—7 okt., 1994. Zagreb, 1994. P. 192.

Warnock M. J. Geographic distribution and taxonomic significance of polyploidy in populations of *Delphinium carolinianum* Walt. subsp. *vimineum* (D. Don) Warnock (*Ranunculaceae*), Va, 5—9 Aug., 1990 // Am. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 6. P. 163.

SUMMARY

Caryotypes of species of the genus *Delphinium*, namely *D. uralense*, *D. dictyocarpum*, *D. elatum*, *C. cuneatum* from the Southern Urals were investigated. The caryotype of *D. uralense*, a relic species of ancient Pleustocene steppes, was described for the first time. Ploidity of *D. uralense* and *D. dictyocarpum* varies within 2n = 16, 24, 32 in populations studied. Although the caryotypes of all the studied species demonstrate a great similarity, the intraspecific caryotype polymorphism has specific features caused by both range of an ecological niche and a distribution area, location of sampling site relative to borders of the latter having an effect.

УДК 581.524

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SPHAGNUM* (*SPHAGNACEAE*) И *POLYTRICHUM COMMUNE* (*POLYTRICHACEAE*) В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ

E. N. ZHURAVLEVA, V. S. IPATOV. INTERRELATIONS BETWEEN *SPHAGNUM* (*SPHAGNACEAE*) AND *POLYTRICHUM COMMUNE* (*POLYTRICHACEAE*) IN BOG PINE FORESTS

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./Факс (812) 328—14—72
E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru
Поступила 05. 02. 2003

Исследованы параметры стебля (длина зеленой части, диаметр «головки», число ветвлений) и их распределения по частоте встречаемости для видов рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune* как в одновидовом моховом ковре, так и в ковре из других видов. Проанализированы данные по частоте встречаемости одновидовых латок мхов и латок с примесью другого вида. Проведен анализ распределений проективного покрытия видов мхов по частоте встречаемости на площадках в заболоченных сосняках.
Ключевые слова: взаимоотношения, заболоченные сосняки, *Sphagnum*, *Polytrichum commune*.

В настоящее время взаимоотношения между растениями в сообществах являются одной из основных проблем фитоценологии. Имеется значительное количество работ, посвященных растительности болот и изучению взаимоотношений между растениями в сосновых лесах, но в заболоченных сосняках они остаются малоизученными.

Задачей данного исследования является изучение как внутривидовых, так и межвидовых взаимоотношений мхов в заболоченных сосняках.

Материал и методика

Исследования проводились в пределах Ленинградской обл. и в южной Карелии. Изучались чернично-сфагновые, бруснично-сфагновые, багульниково-сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые сообщества.

Для изучения распределения мхов по проективному покрытию закладывались сплошные трансекты из площадок 30 × 30 см. Всего описано 2700 площадок. На каждой площадке определялось проективное покрытие мхов, трав и кустарничков. Кроме того, для исследования взаимоотношений между различными видами мхов был выбран из уже описанных ранее участок с наибольшим разнообразием сфагновых мхов.[1] На этом участке проводился учет латок сфагновых мхов различного размера и видового состава. Латки делились по размеру на 3 группы: до 15 × 15 см, от 15 × 15 до 50 × 50 см и более 50 × 50 см. Отмечались латки одновидовые, с незначительным включением еще какого-либо вида (до 5 %) и с участием групп видов мхов, которые уже не являются обособленными латками.

Для проверки и уточнения полученных результатов собран также материал по каждому виду мхов. Для этого были измерены длина зеленой части мха и диаметр головки

[1] Латинские названия видов мхов приведены по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

стебля, учтено количество стеблей у каждой особи как в куртине того же вида, так и в куртинах других видов мхов. При этом соблюдались следующие условия: проективное покрытие особей вида-примеси в латке не должно было превышать 5 %, каждая особь вида-примеси окружена особями «основного» вида. При анализе данных использованы средние арифметические значения и их ошибки. Анализ распределений отдельных параметров (признаков) по частоте встречаемости проводился методом отношения частот (Ипатов, 1969), позволяющим выявить неоднородность исследуемой совокупности объектов по данному признаку. При анализе распределений использован критерий χ^2 (Рокицкий, 1967).

Результаты и обсуждение

Распределения проективного покрытия большинства видов сфагновых мхов и *Polytrichum commune* оказались деформированными и состоящими из 2 однородных совокупностей — с низким и высоким проективным покрытием (см. рисунок). Поскольку в пределах учетной площадки мхи образуют сплошной ковер, высокая частота встреч видов с низким проективным покрытием в смеси с другими видами свидетельствует, с одной стороны, о пересечении их экологических амплитуд, а с другой — об отсутствии полного антагонизма видов. Повышенная же частота встреч видов с высоким проективным покрытием отражает самоблагоприятствование организмов в относительно одновидовых синузиях (Ипатов, Кирикова, 1989).

Иначе ведут себя *Sphagnum angustifolium* и *S. russowii*. На площадках, где присутствуют эти виды, все значения проективного покрытия (кроме наименьшего) имеют примерно одинаковую встречаемость. Это может означать безразличие видов к разнообразию биотопических условий и к смешению с другими видами. Но этот вывод должен быть подтвержден другими методами. Возможно, намечающиеся деформации распределений в области значений проективного покрытия 70—80 % не выявились статистически. Если деформации имеют место, то и для этих видов наблюдаются признаки самоблагоприятствования.

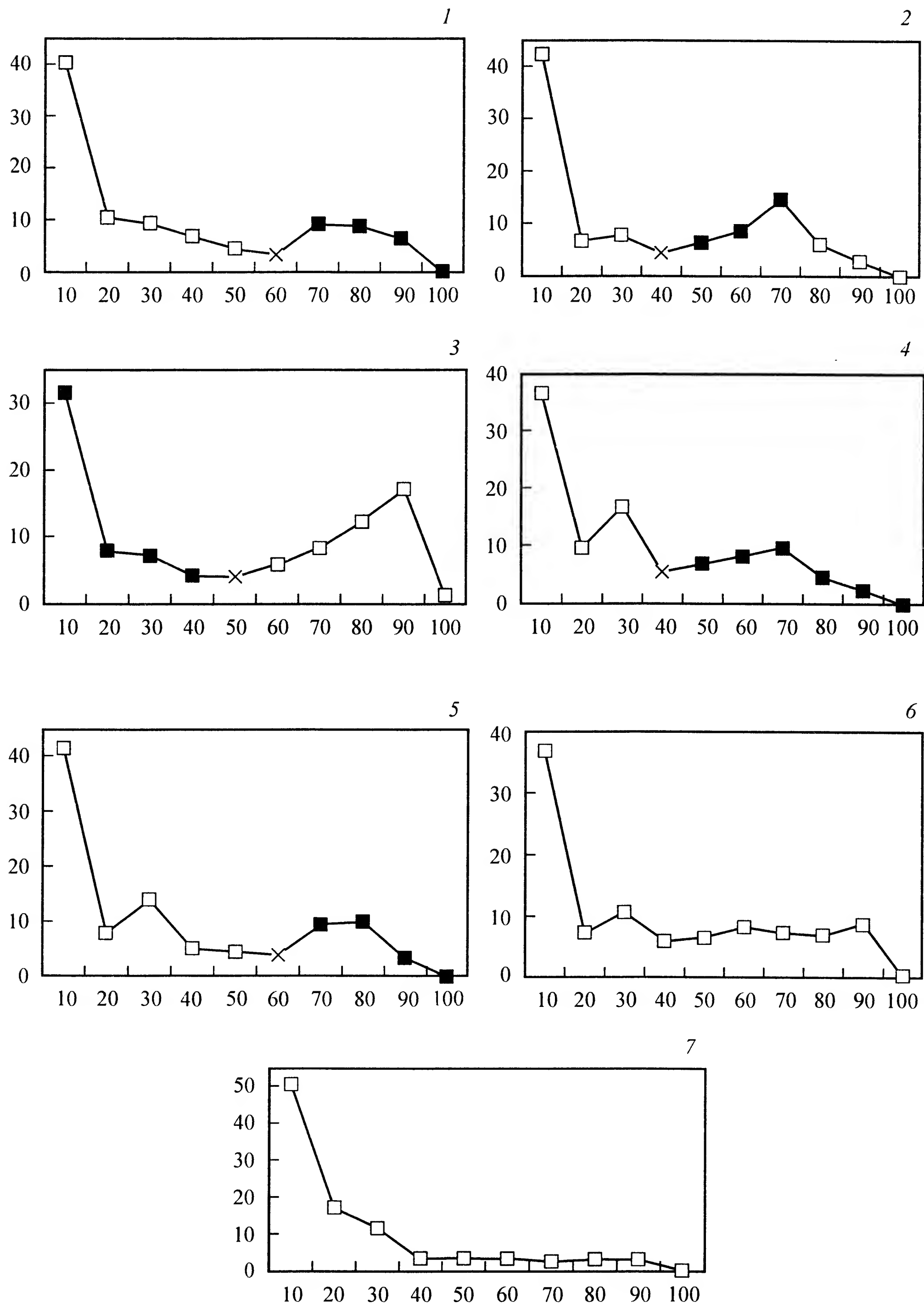
Сфагновый ковер обычно представляет собой чередующуюся мозаику из латок, образованных одним видом и смесью разных видов. Мы попытались выяснить, какой размер имеют одновидовые латки сфагнов в разновидовом моховом ковре. На исследованном участке обнаружены латки для 4 видов: *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. russowii*, *S. capillifolium*. Чистых одновидовых латок учтено 99 штук. Способ анализа данных на примере *S. angustifolium* показан в табл. 1.

Число степеней свободы — 2, $\chi^2_{0.25}$ = 5.99 (значение χ^2 при уровне значимости 0.05). Поскольку χ^2 больше табличной, нулевая гипотеза отвергается. Нулевая гипотеза — латки всех 3 градаций должны встречаться одинаково часто. В результате проверки по χ^2 нулевая гипотеза отвергается.

Аналогичный результат получен и для остальных трех видов (табл. 2). Одновидовые латки встречаются преимущественно небольших размеров.

Далее был проведен анализ соотношения чистых (одновидовых) латок и латок с небольшой примесью другого вида (до 5 %). Рассматривались только латки небольших размеров (до 15 × 15 см включительно). При проверке нулевой гипотезы: число латок каждого вида должно быть пропорционально встречаемости участвующих видов. Встречаемость видов нами определена по всему массиву площадок на трансектах в данном сообществе (400 площадок): *Sphagnum magellanicum* — 0.20, *S. angustifolium* — 0.39, *S. capillifolium* — 0.49, *S. russowii* — 0.22. Пример расчета для *S. magellanicum* дан в табл. 3.

Число степеней свободы — 1, $\chi^2_{0.05}$ = 3.84. Нулевая гипотеза отвергается ($\chi^2 > \chi^2_{0.05}$), т. е. число одновидовых латок оказалось бо́льшим, чем при пропорциональной представленности. Для *S. russowii* получен аналогичный результат. Можно сделать вывод, что особи этих видов чаще произрастают в окружении особей себе подобных, что свидетельствует о внутривидовом самоблагоприятствовании. Для остальных



Распределение проективного покрытия видов мхов по встречаемости.

1 — ***Polytrichum commune***, n = 962; *2* — ***Sphagnum girgensohnii***, n = 438; *3* — ***S. capillifolium***, n = 1319; *4* — ***S. magellanicum***, n = 537; *5* — ***S. centrale***, n = 178; *6* — ***S. angustifolium***, n = 1061; *7* — ***S. russowii***, n = 596, где n — частота встреч вида; x — деформация; одним цветом (черным или белым) обозначены зоны однородных совокупностей. По оси абсцисс — проективное покрытие, %; по оси ординат — встречаемость, %.

ТАБЛИЦА 1

Анализ распределения размеров латок *Sphagnum angustifolium*

Размер латок, см	n	n_t	Встречаемость		χ^2
			реальная	теоретическая	
До 15×15	16	8	0.66	0.33	8.00
От 15×15 до 50×50	4	8	0.17	0.33	2.00
Более 50×50	4	8	0.17	0.33	2.00
Сумма	24	24	—	—	12.00

Примечание. n — реальное число латок; n_t — теоретическое число латок, исходя из H_0 (нулевой гипотезы: латки разного размера встречаются с одинаковой частотой); χ^2 — критерий соответствия нулевой гипотезе.

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость одновидовых латок разного размера в процентах

Размер латок, см	*Sphagnum magellanicum*	*Sphagnum russowii*	*Sphagnum angustifolium*	*Sphagnum nemoreum*	Встречаемость по H_0
До 15×15	88	52	66	64	33
От 15×15 до 50×50	12	30	17	16	33
Более 50×50	0	18	17	20	33
χ^2	21.55	5.63	12.00	10.64	

ТАБЛИЦА 3

Анализ распределения латок *Sphagnum magellanicum*

Латки	n	n_t	Встречаемость		χ^2
			реальная	теоретическая	
Одновидовые	14	5.85	0.20	0.15	11.35
С примесью других видов	25	33.15	1.10	0.85	2.00
Сумма	39	39.00	1.30	1.00	13.35

Примечание. Приведенные обозначения соответствуют обозначениям в табл. 1.

видов нулевая гипотеза также отвергается. Небольшие латки *S. angustifolium* и *S. capillifolium* встречается либо чистые, либо смешиваются в разновидовом моховом ковре (примесь других видов достигает 30—50 %). Таким образом, если примесь других видов сфагновых мхов в большинстве случаев в латках присутствует, то она составляет более 30 %. Среди более крупных латок мхов латки с примесью составляют 80—90 %; в них создаются благоприятные условия для всех видов сфагновых мхов.

В табл. 4 представлены результаты измерений зеленой части стебля 4 видов мхов — *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. russowii* и *Polytrichum commune* как в одновидовых латках, так и в латках других видов мхов, где искомый вид присутствует как незначительная примесь (до 5 %).

В распределениях длины зеленой части стебля статистически выявились деформации. Как уже указывалось выше, наличие деформаций свидетельствует о качествен-

ТАБЛИЦА 4

Распределение длины зеленой части стебля мхов

Длина, мм	Частота встречаемости															
	Sphagnum angustifolium в ковре				*Sphagnum russowii* в ковре				*Sphagnum magellanicum* в ковре				*Polytrichum commune* в ковре			
	S. agustifolium	*S. russowii*	*S. magellanicum*	*P. commune*	*S. russowii*	*S. magellanicum*	*S. agustifolium*	*P. commune*	*S. magellanicum*	*S. agustifolium*	*S. russowii*	*P. commune*	*P. commune*	*S. magellanicum*	*S. agustifolium*	*S. russowii*
20			4													
25			15													
30	3	7	29	2										2		
35	26	43	96	3	4	34		1	20	2						
40	85	66	94	10	45	38	38	2	74	22				41	2	5
45	**53**	21	53	6	54	**12**	**8**	3	**56**	25	29	7				
50	111	23	48	47	60	17	61	31	113	62	32	10	16	42	29	67
55	42	13	27	**19**	**16**	24	**5**	**17**	**50**	49	42	33				
60	31	12	23	42	58	19	65	41	112	38	62	**23**	20	33	50	56
65	**9**	**7**	0	**21**	42	4	0	1	**27**	12	19	53				
70	18	17	11	40	32	5	1	3	62			20	42	25	83	16
75	10	18		40	8	2		1	8			12				
80					16	6							**29**	10	89	1
85	12	2		4	2				5			6				
90													44		64	
95									1			13				
100													**9**		10	
105									5			4				
110													20		8	
120													33		2	
130													18			
140													12			
150													9			
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	50.4±0.58	48.5±0.93	42.2±0.50	61.5±0.80	55.7±0.64	48.4±0.95	51.5±0.58	55.5±0.64	54.0±0.49	52.0±0.48	55.3±0.46	66.5±1.07	94.8±1.70	56.1±1.00	76.5±0.80	57.3±0.60

Примечание. Выделены достоверно установленные деформации распределения. Длина зеленой (фотосинтезирующей) части стебля рассматривается как показатель жизненности мха условно на уровне особи. Чем больше длина, тем выше жизненность. $\bar{x}$ — средние значения, $S_{\bar{x}}$ — стандартные ошибки средних, мм.

ной неоднородности исследуемой совокупности. В случае одной деформации она состоит из 2, а при двух деформациях — из 3 качественно однородных совокупностей. Образование разных совокупностей в соответствии с разработанной В. С. Ипатовым концепцией конкуренции (Ипатов, 1968, 1969, 1970; Ипатов, Кирикова, 1999) можно рассматривать как дифференциацию особей в результате конкуренции.

Совокупность особей с наименьшими размерами интерпретируется как угнетенные, с наибольшими размерами — господствующие, с промежуточными размерами — индетерминантные (с неопределившейся тенденцией хода роста). Совокупность индетерминантных особей не обязательно должна быть представлена.

Анализ распределения значений длины зеленой части стебля всех изученных видов показывает, что в одновидовых ковриках мха имеются деформации, что свидетельствует о конкуренции. Конкуренция в одновидовых синузиях является обычным явлением и может рассматриваться как норма. Сомкнутые «головки» особей одного вида сокращают испарение с поверхности мха и делают возможной значительную дифференциацию роста (Смоляницкий, 1977). Присутствие особей других видов может изменять ситуацию как в одну, так и в другую сторону.

Рассмотрим характеристики каждого из видов сфагнума в собственной одновидовой синузии и в синузиях других видов мхов. Имеют место следующие ситуации.

1. У особей вида, являющегося примесью, имеются признаки конкуренции (распределение по длине зеленой части стебля деформировано), жизненность не отличается от нормы (в собственной синузии). Пример — *Sphagnum russowii* в ковре *Polytrichum commune*. Это свидетельство того, что особи вида-примеси выступают равноправными партнерами в конкурентном процессе с особями основного вида и имеют здесь столь же благополучные условия, что и в своих одновидовых синузиях.

2. У вида-примеси признаки конкуренции есть, а жизненность выше нормы. Очевидно, что основной вид оказывает благоприятное воздействие на вид-примесь. Это *Sphagnum angustifolium* в ковре *Polytrichum commune* и *S. magellanicum* в *P. commune*.

3. У особей вида, являющегося примесью, имеются признаки конкуренции, но жизненность снижена. Примером являются *Sphagnum angustifolium* в ковре *S. russowii*, *S. russowii* в *S. angustifolium*. В этом случае негативное воздействие основного вида на совокупность особей вида-примеси хотя и наблюдается, но не приводит к угнетению всех особей.

4. У вида нет признаков конкуренции, жизненность снижена. Все особи вида-примеси находятся в угнетенном состоянии. Основной вид оказывает негативное влияние на вид-примесь. Пример — *Polytrichum commune* в *Sphagnum magellanicum*.

5. Кривая распределения особей вида-примеси по длине зеленой части стебля не имеет деформаций, но ряд распределения усечен в области малых и самых больших значений, а мода примерно соответствует моде в одновидовой синузии для господствующих особей. Пример — *Sphagnum magellanicum* в *S. russowii*. Жизненность вида-примеси в норме, видимо, особи этого вида находятся в благоприятных условиях и при конкуренции все они являются господствующими.

Взаимное влияние видов можно оценить, сравнив характеристики видов попарно. Особи *Sphagnum angustifolium* и *S. russowii* участвуют при их смешении в одном конкурентном процессе. Жизненность первого находится в норме (не отличается от жизненности в одновидовой синузии), а у *S. russowii* понижена, что свидетельствует о некотором негативном влиянии на него со стороны *S. angustifolium*. Можно предположить, что при смешении этих видов количественно преобладает *S. angustifolium*. У них существует взаимное благоприятствование, и в двухвидовых синузиях они могут сосуществовать благополучно в любых соотношениях. При смешении *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* конкуренция у обоих видов подавлена и жизненность снижена относительно нормы. Виды негативно влияют друг на друга. Тенденция изменения их количественного соотношения с течением времени непредсказуема. Однако при появлении третьего вида, в частности *S. russowii* (этот вид благоприятно влияет на оба вида), негативное взаимное воздействие может смягчиться и количественное соотношение этих видов может быть тогда в любой пропорции. *S. magellanicum* и *S. russo-*

ТАБЛИЦА 5

Диаметр головки стебля (мм) и число стеблей в одновидовых синузиях и в синузиях других видов мхов

Сочетание видов мхов	n	Диаметр головки, мм, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	Число стеблей $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Sphagnum angustifolium в собственном ковре	400	11.2 ± 0.11	1.3 ± 0.03
S. angustifolium в ковре *S. russowii*	229	**10.7** ± 0.19	**1.2** ± 0.03
S. angustifolium в ковре *S. magellanicum*	400	**10.6** ± 0.11	**1.1** ± 0.02
S. angustifolium в ковре *Polytrichum commune*	234	**10.0** ± 0.11	**1.1** ± 0.02
S. magellanicum в собственном ковре	528	18.3 ± 0.19	1.6 ± 0.03
S. magellanicum в ковре *S. angustifolium*	210	**16.3** ± 0.31	**1.4** ± 0.05
S. magellanicum в ковре *S. russowii*	184	**16.1** ± 0.17	**1.3** ± 0.04
S. magellanicum в ковре *P. commune*	181	**17.0** ± 0.30	**1.1** ± 0.02
S. russowii в собственном ковре	337	12.4 ± 0.14	1.2 ± 0.03
S. russowii в ковре *S. magellanicum*	161	**13.0** ± 0.16	**1.3** ± 0.04
S. russowii в ковре *S. angustifolium*	178	**11.0** ± 0.15	**1.1** ± 0.03
S. russowii в ковре *P. commune*	100	13.2 ± 0.21	1.3 ± 0.05
P. commune в собственном ковре	252	**17.1** ± 0.18	1
P. commune в ковре *S. magellanicum*	153	**15.2** ± 0.21	1
P. commune в ковре *S. angustifolium*	337	**13.0** ± 0.12	1
P. commune в ковре *S. russowii*	142	**12.4** ± 0.19	1

Примечание. n — количество измерений, $\bar{x}$ — средние значения, $S_{\bar{x}}$ — стандартные ошибки средних. Выделены значения, отличающиеся на уровне значимости 0.05 от значений в одновидовых синузиях.

wii одинаково конкурентноспособны, у первого жизненность в ковре *S. russowii* в норме, а у *S. russowii* в ковре *S. magellanicum* жизненность несколько снижена. Это свидетельствует об отрицательном влиянии *S. magellanicum* на *S. russowii*. По всей видимости, в смешанных синузиях *S. magellanicum* должен количественно преобладать. Таким образом, наиболее благоприятные условия создаются у сфагнумов в чистых одновидовых синузиях. Взаимного благоприятствования не обнаружено. Взаимное угнетение наблюдается при смешении *S. angustifolium* и *S. magellanicum*. Наиболее слабые позиции у *S. russowii*.

Иначе складываются взаимоотношения сфагновых мхов с *Polytrichum commune*, который имеет наибольшие средние показатели — длину зеленой части стебля и диаметр «головки» стебля только в собственной куртине. Этот вид образует плотный ковер, причем длина его стеблей превышает длину стеблей сфагновых мхов. Поскольку скорость роста сфагновых мхов сильно зависит от влажности воздуха и достигает максимума при наибольшей ее величине (Смоляницкий, 1977), длинные стебли *P. commune* защищают отдельные особи сфагновых мхов от излишнего испарения и таким образом способствуют их росту и дифференциации и (при достаточном уровне стояния воды) повышают их жизненность. У сфагновых мхов при их смешении с *P. commune* наблюдается конкуренция. *Sphagnum russowii* в ковре *P. commune* имеет такую же жизненность, как и в своих одновидовых синузиях, а у *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* жизненность значительно выше нормы. С другой стороны, у *P. commune* в ковре сфагновых мхов конкуренция подавлена, а жизненность в 1.5—2 раза ниже нормы. Такие взаимоотношения должны приводить к вытеснению *P. commune* сфагновыми мхами и соответственно к смене политрихового мохового покрова на сфагновый.

Результаты измерения диаметров «головки» стебля и подсчета числа ветвлений стебля приведены в табл. 5. Мы не связываем размер головки и число ветвлений стеб-

ля сфагновых мхов с их жизненностью. По данным Л. Я. Смоляницкого (1977), эти показатели в значительной степени зависят от условий увлажнения. Густоветвистость растений является реакцией на крайние уровни стояния воды: при избыточным увлажнении она способствует капиллярному поглощению воды, а при недостаточной влажности за счет увеличения числа ветвлений стебля и смыкания длинноветвистых головок происходит увеличение сомкнутости мохового ковра. Влажность нижнего слоя воздуха в значительной степени влияет на рост растений. При низкой влажности воздуха наблюдается малая дифференциация растений по высоте. Любое растение, обогнавшее в росте соседние, оказывается быстро обезвоженным, в первую очередь подсыхают и съеживаются головки. Таким образом, наибольший размер головки в одновидовых синузиях *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* можно трактовать как свидетельство наиболее благоприятных по влажности воздуха условий в одновидовых синузиях. Для *S. russowii* таковыми условиями можно считать как одновидовые синузии, так и присутствие в качестве примеси в ковре *S. magellanicum* и *Polytrichum commune*. Такое объяснение вполне согласуется с вышеприведенными выводами.

Заключение

В одновидовых синузиях исследованных мхов наблюдаются одновременно конкуренция и самоблагоприятствование. В смешанных двухвидовых синузиях имеет место либо взаимное, либо одностороннее угнетение, выражающееся в подавлении конкуренции (не всегда) и в снижении жизненности мхов. Результатом этого является существование одновидовых небольших латок мхов. При смешении видов их количественное соотношение зависит от конкретных локальных условий биотопа. В смеси сфагновых мхов с *Polytrichum commune* первые имеют благоприятные условия существования, а жизненность *P. commune* значительно снижена, что приводит к его вытеснению сфагновыми мхами и тем самым к смене сосняков долгомошных сосняками сфагновыми.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и по программе «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя I // Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 59—69.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 43—53.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя III // Вестн. ЛГУ. 1970. № 3. С. 66—77.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—22.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. М., 1967. 328 с.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262—1272.

SUMMARY

The distributions of parameters are investigated for individuals of *Sphagnum* species and *Polytrichum*. The proportion of pure moss patches and patches with additions of other species is analyzed. The investigated mosses in pure patches are competitive and self-favourable. Onesided or mutual oppression takes place in mixed two-species patches.

УДК 581.9 (47) + 582 : 001.4

© Л. И. Малышев

ЭКОЛОГИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО БОГАТСТВА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

L. I. MALYSHEV. EKOLOGY OF FLORISTIC ABUNDANCE IN THE NORTHERN EURASIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 230—19—86
E-mail: «Malyshev»⟨root@botgard.nsk.su⟩
Поступила 4.12.2002

Приведен обзор данных о зависимости видового богатства флоры от разнородности территории и географической широты. Для 13 флористических провинций Азиатской России впервые выявлены индексы пространственной разнородности флоры и уровни видового богатства сосудистыми растениями на стандартной площади 100, 1000, 10 000 и 100 000 км^2.

Ключевые слова: видовое богатство, пространственное разнообразие, стандартная площадь флоры, флористическая провинция.

Флористическое разнообразие зависит от экологических условий существования, прежде всего от климата и разнородности территории. Пространственное разнообразие флоры может быть оценено индексом z, который является степенной функцией в уравнении линейной регрессии:

$$\log S = \log s + z \times \log A,$$

где A — размер территории, S — число видов растений на этой территории в целом и s — число видов растений на единице площади (например, на 1000 км^2). Константу z в этом уравнении называют также индексом Аррениуса, так как Arrhenius (1921) первым применил его в фитоценологии.

По материалам сводки «Флора СССР» (1934—1964) было получено в прошлом уравнение множественной регрессии для 51 рабочего флористического района в пределах Советского Союза (Малышев, 1969). В результате сделано заключение, что флористическое богатство зависит на 92 % от 4 экологических факторов, таких как размер территории, длительность периода вегетации (число дней в году с температурой выше 0°), сухость климата и гористость местности. В дальнейшем на основе экспертных значений пространственного флористического разнообразия z были составлены для Советского Союза карты изолиний видового богатства на стандартных площадях 100, 1000, 10 000 и 100 000 км^2 (Малышев, 1994а,б). Для этого учтено 409 флористических данных с экстраполяцией площади не более 10 раз от исходного размера. Особенно показательна карта уровней флористического богатства для 1000 км^2, поскольку этот размер приближается к площади конкретней, или элементарной флоры в понимании А. И. Толмачева (1986). На этой карте виден рост флористического богатства при уменьшении географической широты. Диапазон флористического богатства изменяется от менее 100 видов на севере Арктики до более 1300 видов на юге. При этом в горах флора богаче, чем на соседних равнинах, в связи с более высоким экологическим разнообразием горных территорий.

Для азиатской Арктики зональные тренды видового разнообразия на уровне локальных флор детально выявили недавно Б. А. Юрцев с соавт. (Юрцев и др., 2001). Затем были вычислены для региона градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор (Юрцев и др., 2002).

Диапазон видового богатства от 300 до 400 видов на 1000 км^2 соответствует флоре гипарктического ботанико-географического пояса. При этом на однообразной Западно-Сибирской низменности изолинии отклоняются к югу, но зато несколько раздвинуты на северо-востоке Азии. В аридных районах Средней Азии при движении к югу флористическое богатство снова уменьшается до 300 видов и даже меньше. Этой тенденции соответствует нулевой градиент на юге Западной Сибири. Здесь, в широкой полосе от 60 до 50° с. ш., уровень флористического богатства почти не изменяется в зависимости от географической широты и составляет около 500 видов на 1000 км^2 (Малышев, 1994а,б).

Оценка богатства на площади стандартного размера делает возможным сопоставление выделов флористического районирования (Hawksworth, Kalin-Arroya, 1995; Gaston, 1998; Barthlott et al., 1999). Для флоры сосудистых растений земного шара мною была составлена генерализованная карта изолиний видового богатства. Изолинии вычислены с учетом пространственной разнородности флоры при пересчете фактического богатства на ожидаемое для стандартной площади 100 000 км^2 (Малышев, 1975). Аналогичную карту составили также W. Barthlott, W. Lauer и A. Placke (1996) путем простого пересчета на стандартную площадь 10 000 км^2 по формуле Евэнса. Следовательно, они не учитывали индекс z, который показывает, по выражению K. J. Gaston (2000), «соотношение между локальным и региональным богатством».

В методическом отношении было беспрецедентным исследование Н. С. Водопьяновой (1984) зональности флоры на Среднесибирском плоскогорье. Она изучила 10 конкретных флор, приблизительно 100 км^2 каждая, на профиле вдоль 108° в. д.: от Прибайкалья на юге до залива Хатанга у Ледовитого океана. По ее исходным данным позднее мною было найдено, что продвижение к северу на 1° широты уменьшает богатство флоры на 13.3 вида сосудистых растений для 100 км^2 и на 19.3 вида для 1000 км^2 (Malyshev, 1993). Однако флористическое богатство зависит больше не от географической широты, а от связанной с нею продолжительности периода вегетации, в частности от числа дней в году с температурой выше 0 °С. В этом случае для площади 100 км^2 стандартное отклонение флористического богатства в регрессии на период вегетации уменьшается до 27.0 видов (коэффициент корреляции r = 0.96).

В тундре п-ова Ямал конкретные флоры исследовала О. В. Ребристая (1987). Она изучила 9 участков размером около 78.5 км^2 каждый. Исходя из этих данных мною выявлена для флоры Ямала сильная корреляция между географической широтой, продолжительностью периода вегетации и суммой температур в этот период (Malyshev, 1993). Географическая широта (L) оказалась на Ямале надежным показателем флористического богатства (S) на 78.5 км^2 по уравнению $S = L / (- 4.2105 + 0.06696\ L)$. Здесь стандартное отклонение от криволинейной регрессии не выше 9.3 видов растений. Такая резко выраженная зависимость может быть объяснена гомогенностью местных физико-географических условий. При дополнительном учете позднее исследованных 4 конкретных флор (Ребристая, Хитун, 1998; Ребристая, 2000) в линейной регрессии между ожидаемым числом видов для 100 км^2 и географической широтой градиент составил 6.0 видов растений на 1° широты. Но корреляция в криволинейной регрессии относительно небольшая (коэффициент корреляции r = 0.85). При этом градиент наиболее низкий в арктической тундре (севернее 70°) и более значительный в гипарктической тундре. Примечательно также, что в Арктике сумма температур выше 0° более эффективно определяет флористическое богатство, чем сумма температур выше 5°. Более того, на Ямале нет устойчивого периода с температурой выше 10°. Зато средняя температура июля, как самого теплого месяца, оказалась также надежным индикатором ожидаемого числа видов растений. Это может быть обусловлено краткостью периода вегетации в Арктике. Недавние исследования Ребристой (2002) показали, что на Ямале имеет место одностороннее уменьшение чис-

ла видов в направлении с юга на север при незначительном появлении новых родов.

Флора Европы имеет модельное значение для ботанической географии из-за относительно высокой изученности субконтинента. Это облегчает сопоставление с ситуацией в Северной Азии. Но одновременно анализ флоры Европы осложнен нарушенностью естественного растительного покрова, представленного несвязной мозаикой на фоне урбанизированных и сельскохозяйственных угодий. Наше внимание было сосредоточено на флоре Британских островов, Западной Германии и Восточной Европы (Malyshev et al., 1994). Как база данных для Британских островов использован «Атлас Британской флоры» (Perring, Walters, 1962), в котором территория разбита на квадраты по 100 км². Этот размер не является репрезентативным, так как он меньше минимального для региона размера конкретной флоры, поэтому при анализе видового состава мы объединили малые квадраты в большие. В результате на о-ве Ирландия ожидаемое (прогнозируемое) флористическое богатство составляет 516 видов для 1000 км², при пространственном разнообразии флоры $z = 0.164$ ($r = 0.95$, $n = 7$). Во флоре о-ва Великобритания градиент прироста флористического богатства равен 42.5 видам для 1000 км² и 57.8 видов для 10 000 км² при индексе $z = 0.133$ ($r = 0.93$, $n = 7$).

Для Западной Германии как база данных использована превосходная сводка «Атлас папоротников и цветковых растений Федеративной Республики Германия» (Haeupler, Schönfelder, 1989). В ней территория разделена на трапеции по 120 км² на севере и до 140 км² на юге. При экстраполяции использован вычисленный для земли Вюртемберг показатель $z = 0.153$ на основе исходных данных С. И. Макаровой (1983). В результате градиент флористического богатства оказался равным 52.9 видам на 1° широты для 1000 км² (r =0.96, $n = 8$) (Malyshev et al., 1994).

Для Восточной Европы мы учли 35 исходных данных различных исследователей в трансекте между 20 и 34° в. д. При определении ожидаемого числа видов растений использованы экспертные значения индекса z в диапазоне от 0.07 на севере до 0.15 на юге. Найдено, что в линейной регрессии широтный градиент равен 28.8 видам для 1000 км² (при $r = 0.95$). Однако более тесной оказалась криволинейная зависимость флористического богатства от продолжительности периода вегетации с температурой выше 5 °С (стандартное отклонение 61.3 вида, $n = 22$) (Malyshev, 1991; Malyshev et al., 1994).

Первую попытку найти зависимость флористического богатства от географической широты в европейской части Советского Союза предпринял В. М. Шмидт (1980) для полосы от 50 до 85° с. ш. Он выявил криволинейную регрессию в виде обратной логистической функции. Но в методическом отношении это исследование не безупречно. Во-первых, в исходных данных о числе видов в сравниваемых флорах не приняты во внимание различия по площади, вместо этого учитывались «конкретные и близкие к ним флоры». Во-вторых, географическая широта флоры принималась в расчет не для отдельных районов, а в диапазонах по 5°.

Северная Азия весьма разнообразна по орографии и влажности климата. Здесь сопоставление исходных флористических данных затруднено неравномерной флористической изученностью региона и в ряде случаев неполнотой исходных данных. Из-за обширности региона особо важное самостоятельное значение имеет величина пространственного разнообразия флоры (индекс z). Этот показатель позволяет выявлять затем уровни флористического богатства на площади стандартного размера. Учтено 376 исходных флористических данных (Малышев, 2001). На их основе найдены особенности 13 флористических провинций в составе Арктическо-Берингийской, Бореальной и Восточно-Азиатской областей, различаемых на схеме флористического районирования Азиатской России (Малышев и др., 2000).

В результате выявлены основные экологические параметры флористических провинций Азиатской России и их подразделений: пространственное разнообразие флоры (z) и прогнозируемое число видов и подвидов растений для стандартной площади 100, 1000, 10 000 и 100 000 км². При этом площадь в 100 км² репрезентативна в основном в пределах Арктическо-Берингийской области в связи с общим однообразием и

бедностью северных конкретных флор. Зато более общее значение, применимое ко всем областям, имеет показатель видового богатства конкретной флоры на 1000 км². С этим показателем могут быть сопоставлены уровни видового богатства сборных, или коллективных флор на 10 000 км². Однако в случае горных стран из-за высокого там пространственного разнообразия еще более показательным является флористическое богатство коллективных флор на 100 000 км² (см. таблицу).

Как можно было ожидать, пространственное флористическое разнообразие (z) оказалось минимальным в бедных северных флорах, особенно в Сибирской арктическо-гипарктической провинции (рис. 1). Там в низменных районах индекс z ниже величины 0.100. Но в горных районах Арктическо-Берингийской области величина z возрастает. Это очевидно для районов Северо-Сибирской арктическо-гипарктической подобласти — на Полярном Урале (0.182), плато Путорана (0.114) и в Яно-Индигирском районе (0.128), также для районов Берингийской арктическо-гипарктической подобласти (0.138—0.174). Особенно высокое пространственное разнообразие флоры — в горных гемибореальных провинциях Бореальной области: в Алтайско-Енисейской и Байкальской (0.149—0.196). Примечательно, что в южной полосе этих провинций оно значительно выше (0.196—0.165), чем в северной (0.157 и 0.149). Рост показателя может быть объяснен прежде всего положением южной полосы Сибири в экотоне между таежным и степным биомами.

Флористическое богатство на 1000 км² стойко увеличивается в южном направлении на протяжении Азиатской России (рис. 2). Тенденция роста может быть объяснена улучшением температурного режима в период вегетации в соответствии с более низкой географической широтой. В Арктическо-Берингийской области среднее флористическое богатство на 1000 км² варьирует от 134 до 435 видов. Оно минимально в арктических пустынях: в среднем 65 видов. Невелико богатство также Северо-Сибирской арктическо-гипарктической подобласти, а именно в провинциях: Сибирской арктическо-гипарктической (134—365 видов) и Сибирской северо-восточной горной гипарктической (270—356 видов). Оно несколько больше в Берингийской арктическо-гипарктической подобласти — в провинциях: Чукотской арктической (245—334 видов) и Охотской горной гипарктической (264 и 436 видов).

Флористическое богатство Бореальной области возрастает в направлении от бореальных провинций (465 и 482 вида) к гемибореальным (578—741 вид) как более южным. В Восточно-Азиатской области оно выше на западе — в Континентальной, или Пан-Маньчжурской, подобласти (635—973 вида) сравнительно с восточной Океанической, или Тихоокеанской, подобластью (415 и 601 вид).

Флористическое богатство на 100 000 км² в основном повторяет в пространственном отношении тенденции, выявленные в Азиатской России для площадей в 1000 км². Но становятся еще более контрастными различия между горными и равнинными провинциями (рис. 3). В провинциях Северо-Сибирской арктическо-гипарктической подобласти богатство варьирует в среднем от 178 до 584 видов на 100 000 км², а арктическим пустыням там свойственно лишь около 110 видов. В провинциях Берингийской арктическо-гипарктической подобласти богатство возрастает до 516—710 видов, что может быть связано с муссонным климатом. В еще более богатой Бореальной области умеренно богаты собственно бореальные провинции (744 и 1080 видов) и значительно богаче гемибореальные (от 1154 до 1937 видов). Наконец, в Восточно-Азиатской области самой богатой оказалась Континентальная подобласть (929—1659 видов) и менее богатой — Океаническая (991 и 1222 вида).

Параметры флористических провинций Азиатской России

Провинция и подразделение	n	S_1	z	r	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5
Арктическо-Берингийская область								
Сибирская арктическо-гипарктическая (кроме арктических пустынь)	72	114.5	0.115	0.767	204	264	317	437
Арктические пустыни	8	61.9	0.025*	—	49	65	80	110
Полярный Урал	4	71.8	0.182	0.992	166	252	384	584
Ямал	14	82.2	0.122	0.879	150	184	244	273
Настоящая арктическая тундра	2	87.4	0.062	1	116	134	154	178
Северная гипарктическая тундра	7	94.8	0.091	0.952	144	175	220	272
Южная гипарктическая тундра	5	111.8	0.092	0.956	172	212	261	322
Таймыр	24	110.6	0.114	0.795	188	241	329	432
Арктическая тундра	5	79.3	0.128	0.870	150	195	—	436
Типичная тундра	12	98.3	0.131	0.966	186	242	329	428
Кустарниковая тундра	6	148.2	0.089	0.632	225	286	—	—
Путорана	13	153.8	0.114	0.900	267	365	370	556
Арктическая Якутия (без пустынь)	17	143.5	0.099	0.743	233	301	333	439
Сибирская северо-восточная гипарктическая	13	153.6	0.106	0.937	248	320	401	529
Оленекский район	3	139.3	0.096	0.993	217	270	338*	425
Яно-Индигирский район	7	133.6	0.128	0.984	242	326	435*	567
Западно-Колымский район	3	202.5	0.082	0.999	295	356	430*	519
Чукотская арктическая	66	123.0	0.138	0.811	227	318	428	655
Чукотский район	36	122.7	0.144	0.833	250	334	377	674
Анюйский район	25	99.7	0.159	0.739	202	306	490	516
Анадырский район	3	49.6	0.231	0.990	144	245	417	710
Корякский район	2	35.9	0.250	1	—	—	—	642
Охотская горная гипарктическая	12	103.0	0.176	0.929	265	368	504	795
Восточно-Колымский район	4	82.3	0.174	0.980	200	264	386	641
Охотский и Восточно-Алданский районы	8	150.0	0.144	0.952	330	436	598	840
Бореальная область								
Уральско-Западно-Сибирская бореальная	14	227.7	0.118	0.654	—	482	611	1080
Западно-Сибирская гемибореальная	16	290.3	0.120	0.834	—	667	913	1203
Алтайско-Енисейская гемибореальная	41	235.3	0.160	0.793	—	737	1153	1683
Бассейн верхнего Енисея	14	242.2	0.157	0.906	—	722	1020	1525
Алтай	27	189.5	0.196	0.810	—	741	1220	1937
Тунгусско-Ленская бореальная	16	206.2	0.113	0.914	—	465	708	744
Байкальская гемибореальная	61	191.0	0.158	0.826	—	626	835	1176
Северная полоса	32	214.2	0.149	0.809	—	716	850	1154
Южная полоса	29	284.6	0.165	0.833	—	578	817	1208
Восточно-Азиатская область								
Камчатская океаническая	10	89.7	0.212	0.860	—	415	723	991
Сахалинская океаническая	16	228.8	0.137	0.589	—	601	869	1222
Верхнеамурская континентальная	5	303.2	0.101	0.863	—	635	806	929
Маньчжурская континентальная	26	395.9	0.107	0.732	—	865	1326	1374
Северная полоса	15	303.1	0.124	0.796	—	730	948*	1334
Южная полоса	11	370.5	0.137	0.853	—	973	1389	1659

Примечание. n — число данных, S_1 — расчетное число видов (и подвидов) на 1 км^2, z — пространственное разнообразие флоры, r — корреляции между размером площади и числом видов; число видов: Y_2 — на 100 км^2, Y_3 — на 1000 км^2, Y_4 — на 10 000 км^2, Y_5 — на 100 000 км^2. * — экспертное значение.

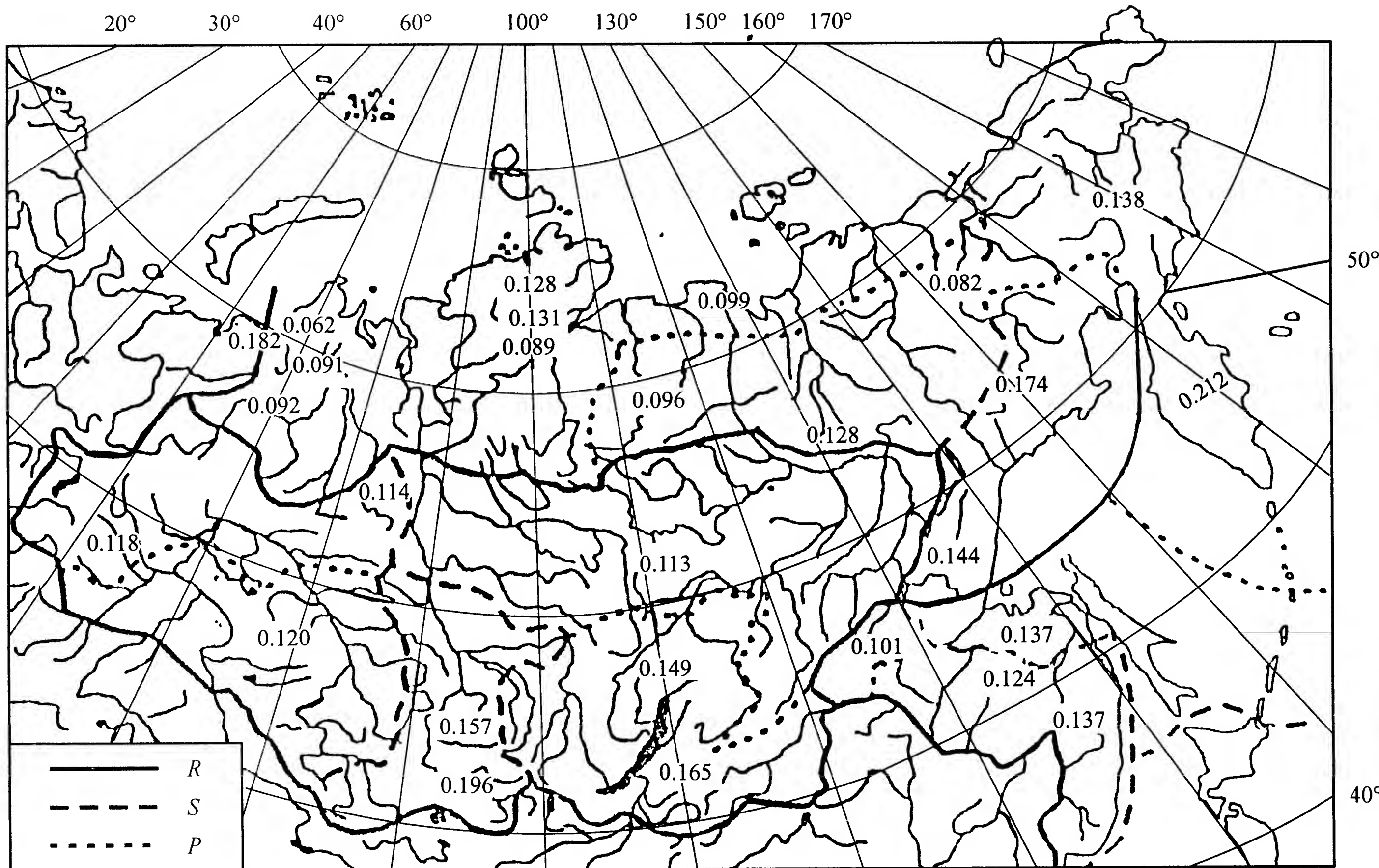


Рис. 1. Пространственное флористическое разнообразие Азиатской России (индекс *z*).

Границы флористического деления: *R* — областей, *S* — подобластей, *P* — провинций.

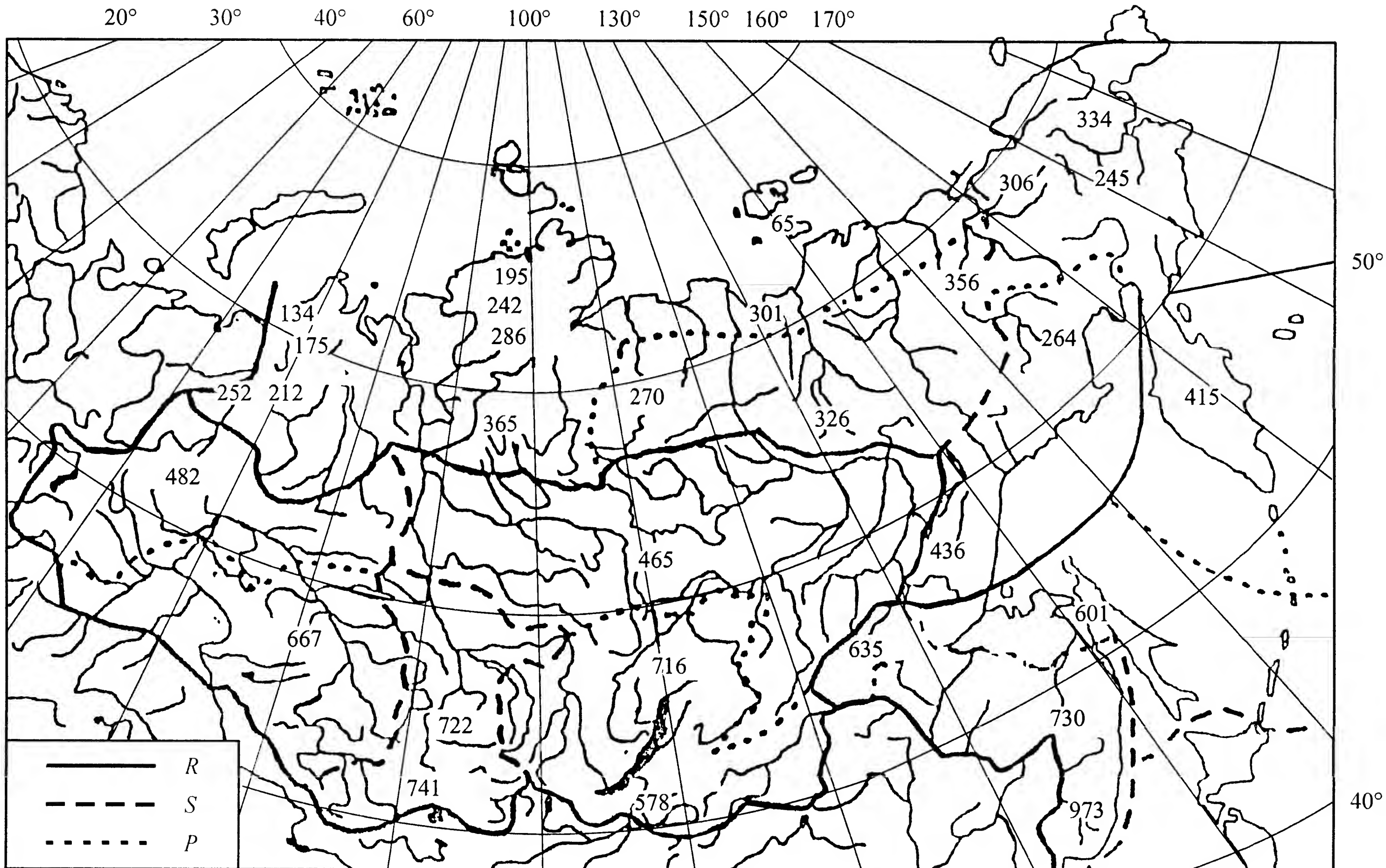


Рис. 2. Видовое богатство флористических провинций Азиатской России на 1000 км².

Обозначения те же, что и на рис. 1.

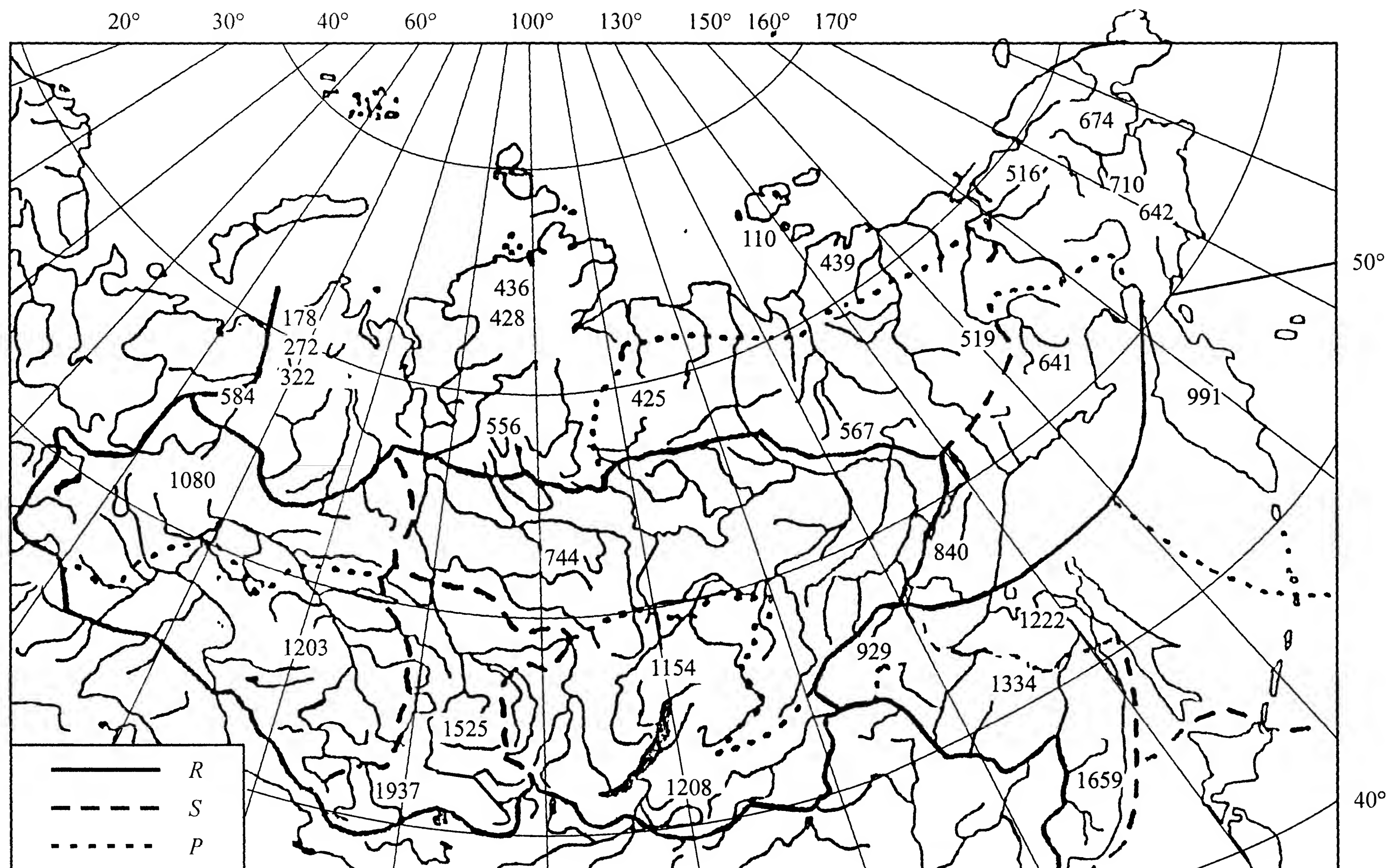


Рис. 3. Видовое богатство флористических провинций Азиатской России на 100 000 км².

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 01-04-48988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водопьянова Н. С. Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск, 1984. 157 с.

Макарова С. И. Сравнение моделей описания зависимости числа видов от размера площади // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 376—381.

Малышев Л. И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1137—1147.

Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537—1550.

Малышев Л. И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994а. С. 34—87.

Малышев Л. И. Прогноз пространственного разнообразия и изученность флоры Сибири // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М., 1994б. С. 42—52.

Малышев Л. И. Экология флористического разнообразия Северной Азии // Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии: информационные технологии и моделирование (WITA'2001). Тезисы докладов. Новосибирск, 2001. С. 64.

Малышев Л. И., Байков К. С., Доронькин В. М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // Krylovia. 2000. Т. 2. № 1. С. 3—16.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в западносибирской Арктике (п-ов Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67—90.

Ребристая О. В. Фитогеографические особенности северной лесотундры юго-восточного Ямала // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 29—48.

Ребристая О. В. Изменение биоразнообразия сосудистых растений на долготном и широтном градиенте // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2002. № 2. С. 58—62.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Ботанико-географические особенности флоры Центрального Ямала // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 37—52.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Флора СССР. Т. 1—30. М.; Л., 1934—1964.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор азиатской Арктики // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.

Arrhenius O. Species and area // J. Ecol. 1921. Vol. 9. P. 95—99.

Barthlott W., Kier G., Mutke J. Globale Artenfielfalt und ihre ungleiche Verteilung // Courier Forschungsinstitut Sengerberg. 1999. N 215. S. 7—22.

Barthlott W., Lauer W., Placke A. Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity // Erdkunde. 1996. Vol. 50. P. 317—327.

Gaston K. J. Biodiversity — the road to an atlas // Progress in Physical Geography (Arnold). 1998. Vol. 22. N 2. P. 269—281.

Gaston K. J. Global patterns in biodiversity // Nature. 2000. Vol. 405, 11 May. P. 220—227.

Haeupler H., Schönfelder P. (eds). Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Stuttgart, 1989. 768 S.

Hawksworth D. L., Kalin-Arroya M. T. (eds). Magnitude and distribution of biodiversity / Ed. by V. H. Heywood, R. T. Watson. Global Biodiversity Assessment. Cambridge, 1995. P. 107—191.

Malyshev L. I. Some quantitative approaches to problems of comparative floristics // Quantitative approaches to phytogeography. Kluwer, 1991. P. 15—33.

Malyshev L. I. Ecological background of the floristic diversity in northern Asia // Fragm. Flor. Geobot. 1993. Suppl. 2. N 1. P. 331—342.

Malyshev L. I., Nimis P. L., Bolognini G. Essays on the modelling of spatial floristic diversity: British Isles, West Germany, and East Europe // Flora. 1994. Vol. 189. P. 79—88.

Perring F. H., Walters S. M. (eds). Atlas of the British flora. London, 1962. 432 p.

SUMMARY

The paper contains a review of data on dependence of floristic abundance by species on spatial heterogeneity of areas under discussion and their geographic latitude. In 13 floristic provinces of Asiatic Russia, the indices of spatial floristic heterogeneity and the levels of species abundance of vascular plants were evaluated in standard areas of 100, 1000, 10 000 and 100 000 km^2.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581.4

© О. Г. Шевченко, Т. Ю. Орлова

КОМПЛЕКСЫ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ

O. G. SHEVCHENKO, T. Yu. ORLOVA. COMPLEXES OF DOMINANT SPECIES OF *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE FAR EASTERN SEAS OF RUSSIA

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Тел. (4232) 317107
E-mail: shevol@mail.primorye.ru
Поступила 11. 09. 2002
Окончательный вариант получен 28. 01. 2003

На основании обобщения литературных сведений и оригинальных материалов выделены комплексы доминирующих видов *Chaetoceros* в дальневосточных морях России. Проведен анализ видовых списков по методу теории нечетких множеств. На основе мер взаимозависимости построена дендрограмма методом средней. Приведен список видов-доминантов *Chaetoceros* в Беринговом, Охотском и Японском морях с указанием их географических характеристик.

Ключевые слова: *Chaetoceros*, доминирующие виды, комплексы, дальневосточные моря, Берингово море, Охотское море, Японское море.

Род *Chaetoceros* Ehr. занимает в морском планктоне одно из основных мест как по числу видов, так и по численности (Михайлова, 1964; Evensen, Hasle, 1975; Rines, Hargraves, 1988; и др.). Видовое обилие и широкое распространение свидетельствует о том, что преобладание *Chaetoceros*, отмечавшееся с верхнего миоцена (Жузе, 1959), свойственно и современному диатомовому планктону. В дальневосточных морях России этот род занимает ведущее место среди диатомовых и представлен 67 видами и 16 внутривидовыми таксонами (Орлова и др., 2003). В зимний, весенний и летний сезоны виды *Chaetoceros* достигают массового развития, доминируя по численности и биомассе над другими группами микроводорослей в прибрежных водах дальневосточных морей (Киселев, 1934, 1947, 1959; Гайл, 1936, 1963; Смирнова, 1959; Takano, 1959; Микулич, 1960; Коновалова, 1974, 1979; Прошкина-Лавренко, 1974; Коновалова, Орлова, 1988; Орлова, 1984, 1990; Orlova, Selina, 1993; Вентцель, 1997; Селина, 1998; Орлова и др., 2000; Паутова, Силкин, 2000). Цель работы — на основе обобщения литературных сведений и оригинальных данных выделить комплексы доминирующих видов рода *Chaetoceros* в дальневосточных морях России, провести их сравнительный анализ.

Материалы и методы

В основу настоящей работы легли батометрические и сетные сборы фитопланктона, проведенные в прибрежной зоне дальневосточных морей в 1977—2000 гг. В Охотском море пробы отбирали в заливах Сахалинский (октябрь 1994), Анива (июнь, сентябрь 1999, 2000) и у северо-восточного побережья о-ва Сахалин (июнь 1994, сентябрь 1998, октябрь 1999); в Японском море — в заливах Киевский (май 1977—июнь 1978), Амурский (январь 1995—май 1998) и Посьета (1979—1981).

Количественные сборы фитопланктона проводили 2-литровым батометром Молчанова, качественные — планктонной сетью модели Джеди (газ № 49). Пробы концентрировали осадочным методом или обратной фильтрацией (Суханова, 1983) и фиксировали раствором Утермеля. Численность клеток подсчитывали в счетных камерах объемами 0.05 и 1 мл (Федоров, 1979).

В соответствии с целью работы из литературных источников и оригинальных материалов была произведена выборка сведений по доминирующим видам. Под доминирующими понимали виды, количественно или по массе преобладающие в сообществе (Словарь..., 1984). Для установления мер сходства в работе применен метод анализа качественной (нечисловой) информации (Андреев, Козлов, 1983). Анализ выборки проводили по методу теории нечетких множеств. На основе мер взаимозависимости построена дендрограмма методом средней (Андреев, 1980). В качестве меры сходства использован коэффициент Съеренсена-Чекановского.

Географический анализ рода проводили по системе фитогеографического районирования (Беклемишев и др., 1977). Географические характеристики видов даны в основном по литературным данным (Семина, 1974, 1981; Беклемишев, Семина, 1986; Гогорев, 2002).

Результаты и обсуждение

На основании анализа литературных и собственных данных в дальневосточных морях России отмечено 22 доминирующих вида *Chaetoceros* (см. таблицу), из них в Беринговом море доминирует 12 видов, в Охотском — 15, в Японском море — 20. Рассчитанная по индексу Съеренсена-Чекановского степень сходства состава доминирующих видов *Chaetoceros* в дальневосточных морях России находится в пределах 0.88—0.66. Наибольшая степень сходства — 0.88 — наблюдается между Беринговым и Охотским морями. Степень сходства между Японским и Охотским морями составляет 0.72, между Японским и Беринговым — 0.66. Полученные данные показывают значительную степень сходства состава доминирующих видов. Общими для дальневосточных морей являются 11 видов: *C. atlanticus*, *C. compressus*, *C. constrictus*, *C. convolutus*, *C. curvisetus*, *C. debilis*, *C. decipiens*, *C. diadema*, *C. laciniosus*, *C. radicans*, *C. socialis*. Специфические виды-доминанты отмечены в Японском и Охотском морях. Только в Японском море доминировали *C. dichaeta*, *C. lauderi*, *C. neogracilis*, *C. pelagicus*, *C. peruvianus*, *C. pseudocrinitus*, *C. salsugineus*. Характерный вид-доминант Охотского моря — *C. eibenii*. Географический анализ показал, что доминирующие виды *Chaetoceros* в дальневосточных морях России имеют 5 типов ареалов. В Беринговом море преобладают широко распространенные виды — космополиты (6) и тропическо-арктобореальные (4). Меньшим числом представлены виды с арктобореальным типом ареала (2) (см. таблицу). В Охотском море преобладают космополиты — 6 видов; тропическо-арктобореальных — 4 вида, тропическо-бореальных — 3 и арктобореальных — 2 (см. таблицу). В Японском море преобладают широко распространенные виды: космополиты (7), тропическо-арктобореальные (5) и тропическо-бореальные (5). Число арктобореальных (2) и тропическо-антарктических (1) видов незначительно (см. таблицу). Сравнение рода *Chaetoceros* дальневосточных морей по географическим характеристикам показало преобладание широко распространенных видов, что согласуется с результатами географического анализа флоры *Chaetoceros*, проведенного для арктических морей России (Гогорев, 2000, 2002). Отличительная особенность комплекса доминирующих видов *Chaetoceros* в дальневосточных морях России — значительная доля видов с космополитическим и тропическо-бореальным типами ареалов, в то же время как в арктических морях основу рода составляют арктобореальные и космополитические виды (Гогорев, 2000).

Анализ видового разнообразия *Chaetoceros* в дальневосточных морях России выявил различия в сезонных изменениях числа видов-доминантов. В Беринговом море весной отмечено минимальное количество видов (3), летом и осенью число видов-до-

Доминирующие виды *Chaetoceros* в дальневосточных морях России

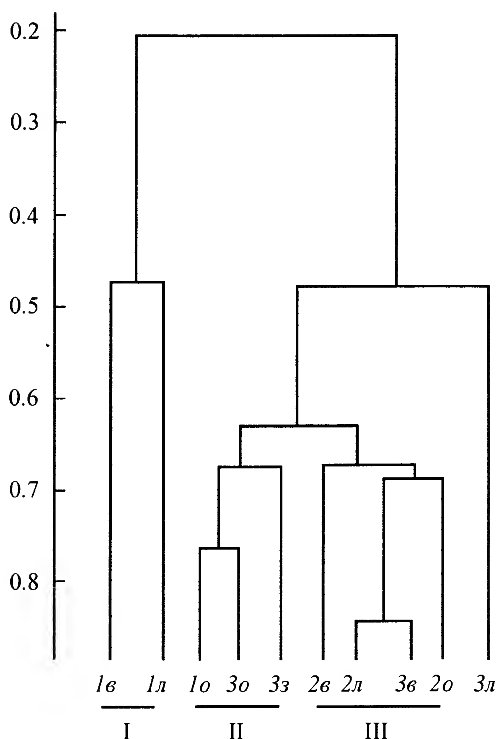
Виды	Географическая характеристика	Берингово море			Охотское море			Японское море			
		весна	лето	осень	весна	лето	осень	зима	весна	лето	осень
C. affinis	ТБ				+	+	+		+	+	+
C. atlanticus	К		+	+	+	+		+	+	+	
C. compressus	ТАБ			+	+	+	+		+	+	+
C. constrictus	ТАБ			+		+	+		+	+	+
C. convolutus	АБ		+	+	+	+	+	+	+	+	
C. curvisetus	К			+	+					+	
C. debilis	ТАБ	+	+	+	+	+	+	+	+		+
C. decipiens	К		+	+		+		+	+	+	+
C. diadema	К			+	+	+		+	+		+
C. dichaeta	Т-Ант								+	+	
C. didymus	ТБ				+	+	+		+	+	+
C. furcellatus	АБ	+	+		+						
C. eibenii	ТБ					+					
C. laciniosus	ТАБ		+			+			+		
C. lauderi	ТБ								+		
C. neogracilis	ТБ									+	
C. pelagicus	ТБ									+	
C. peruvianus	К									+	
C. pseudocrinitus	АБ							+	+		
C. radicans	К		+		+	+	+		+	+	+
C. salsugineus	ТАБ									+	
C. socialis	К	+	+			+			+		+

Примечание. «+» — вид присутствует. К — космополит, АБ — аркто-бореальный, ТАБ — тропическо-аркто-бореальный, ТБ — тропическо-бореальный, Т-Ант — тропическо-антарктический.

минантов одинаковое (8). В Охотском море минимальное число видов (7) характерно для осени, максимальное — для лета (13). В Японском море наименьшее число видов отмечено зимой (6), наибольшее видовое разнообразие приурочено к весеннему периоду (15) (см. таблицу).

Анализ видовых списков методом теории множеств показал сходство в составе комплексов доминирующих видов в Беринговом, Охотском и Японском морях. Полученные результаты графически представлены на дендрограмме (см. рисунок).

Наибольшая степень сходства наблюдается между II и III кластерами. Во II кластер на уровне 75 % включаются осенние комплексы доминирующих видов *Chaetoceros* из Берингова и Японского морей и зимний комплекс (67 %) доминирующих видов Японского моря. В III кластер (67 %) объединены весенний, летний, осенний комплексы доминирующих видов из Охотского и весенний комплекс видов из Японского моря. Основу кластеров составляют виды с космополитическим типом ареала (*C. decipiens*, *C. diadema*, *C. socialis*) и тропическо-арктобореальные виды (*C. compressus*, *C. constrictus*, *C. debilis*). Отличие между кластерами наблюдается в отсутствии во II кластере тропическо-бореальных видов. Отдельной ветвью (47 %) выделяется летний комплекс доминирующих видов Японского моря, что обусловлено высоким числом специфических тепловодных видов тропическо-бореального распространения, отмеченных только в Японском море в летний период: *C. neogracilis*, *C. pelagicus*, *C. salsugineus*. Наиболее низкий уровень связи (21 %) отмечен между кластером I и остальными группами (см. рисунок). В I кластер на уровне 47 % объединяются доминирующие виды ве-



Дендрограмма сходства доминирующих видов *Chaetoceros* в дальневосточных морях России.

Римскими цифрами обозначены комплексы, арабскими — моря (*1* — Берингово, *2* — Охотское, *3* — Японское), буквами — сезоны (*з* — зима, *в* — весна, *л* — лето, *о* — осень).

сеннего и летнего комплексов Берингова моря. Характерной особенностью этого кластера является преобладание космополитов *C. atlanticus*, *C. decipiens*, *C. radicans*, *C. socialis* и видов с арктобореальным типом ареала *C. convolutus*, *C. furcillatus*.

В целом проведенный сравнительный анализ показал значительное сходство комплексов доминирующих видов рода *Chaetoceros* в Беринговом, Охотском и Японском морях. Полученные нами данные согласуются с результатами анализа флоры рода *Chaetoceros* для арктических морей России, что свидетельствует о сходстве сезонных комплексов доминирующих видов на этих акваториях (Гогорев, Макарова, 1999; Гогорев, 2000, 2002). Так, в составе доминантов рода *Chaetoceros* в дальневосточных и арктических морях России отмечены такие общие виды, как *C. diadema*, *C. decipiens*, *C. compressus*, *C. curvisetus*, *C. laciniosus* и *C. socialis*. Этот вывод подтверждает известное представление о том, что виды рода *Chaetoceros* являются преобладающей группой фитопланктона умеренных и тропических вод Мирового океана, при этом ее основу формируют, как правило, одни и те же виды-доминанты (Rines, Hargraves, 1988).

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-500080) и гранта ДВО РАН «Методология мониторинга морского биоразнообразия».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.

Андреев В. Л., Козлов В. И. Структура системы видовых списков пресноводных рыб Понто-Каспия // Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях. Владивосток, 1983. С. 87—101.

Беклемишев К. В., Парин Н. В., Семина Г. И. Биогеография океана // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М., 1977. С. 219—261.

Беклемишев К. В., Семина Г. И. География планктонных диатомей высоких и умеренных широт Мирового океана // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1986. Т. 27. С. 7—23.

Вентцель М. В. Фитопланктон Охотского моря зимой и в начале весны 1990 г. // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М., 1997. С. 205—210.

Гайл Г. И. Распределение фитопланктона в поверхностных слоях прибрежных вод северо-западной части Японского моря // Вестн. ДВФ АН СССР. 1936. № 8. С. 164—199.

Гайл Г. И. Весенний фитопланктон юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 1963. Т. 49. С. 137—158.

Гогорев Р. М. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в арктических морях России // Тр. Междунар. конф. «Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современное состояние». СПб., 2000. С. 418—422.

Гогорев Р. М. Виды рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в арктических морях России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 31 с.

Гогорев Р. М., Макарова И. В. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 31—40.

Жузе А. П. Основные этапы развития флоры морских диатомовых водорослей (*Diatomeae*) на Дальнем Востоке в третичном и четвертичном периодах // Бот. журн. 1959. Т. 14. № 1. С. 44—45.

Киселев И. А. Сезонные изменения в бухте Патрокл Японского моря // Бюл. Тихоокеан. Комитета АН СССР. 1934. № 3. С. 45—48.

Киселев И. А. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима // Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1947. Вып. 1 (13). С. 189—215.

Киселев И. А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и южных Курильских островов // Иссл. дальневосточных морей. 1959. Вып. 6. С. 58—77.

Коновалова Г. В. Сезонная динамика и видовой состав основных компонентов микро- и нанопланктона Амурского залива Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1974. 24 с.

Коновалова Г. В. Видовой состав и численность фитопланктона залива Посьета (Японское море) // Иссл. пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток, 1979. С. 6—16.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю. Структура фитопланктона мелководий северо-западной части Японского моря // Биология моря. 1988. № 5. С. 10—20.

Микулич Л. В. О распределении планктона в северной части Охотского моря летом 1995 г. // Изв. ТИНРО. 1960. С. 41—65.

Михайлова Н. Ф. О распространении обитающих в Черном море видов рода *Chaetoceros* в морях северного полушария и их биогеографии // Тр. Севастопольской биол. станции. 1964. Т. 46. С. 231—248.

Орлова Т. Ю. Видовой состав и динамика плотности планктонных диатомей бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток, 1984. С. 109—114.

Орлова Т. Ю. Диатомовые водоросли планктона неритических вод Южного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 26 с.

Орлова Т. Ю., Селина М. С., Стоник И. В. Фитопланктон устья реки Туманной и сопредельных вод залива Петра Великого // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Владивосток, 2000. Т. 1. С. 129—147.

Орлова Т. Ю., Шевченко О. Г., Гогорев Р. М. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 52—58.

Паутова Л. А., Силкин В. А. Зимний фитопланктон северо-западной части Японского моря. Некоторые закономерности формирования структуры фитоцена в прибрежном мелководье // Океанология. 2000. Т. 40. № 4. С. 553—561.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли современных морей и озер // Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л., 1974. Т. 1. С. 285—291.

Селина М. С. Фитопланктон залива Восток Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1998. 25 с.

Словарь ботанических терминов / Под ред. И. А. Дудки. Киев, 1984. 308 с.

Семина Г. И. Фитопланктон Тихого океана. М., 1974. 237 с.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона западной части Берингова моря и прилежащей части Тихого океана. Ч. II. Диатомовые водоросли // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 6—32.

Смирнова Л. И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1959. Т. 30. С. 3—51.

Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М., 1983. С. 97—105.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 168 с.

Evensen D. L., Hasle G. R. The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) species as seen as in the electron microscope // Beiheft zur Nova Hedwigia. 1975. Bd 53. S. 153—174.

Orlova T. Yu., Selina M. S. Morphology and ecology of the bloom-forming planktonic diatom *Chaetoceros salsugineus* Takano in the Sea of Japan // Bot. Mar. 1993. Vol. 36. P. 123—130.
Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U.S.A. // Bibliotheca Phycology. Berlin, Stuttgart, 1988. Bd 79. 196 S.
Takano H. Plankton diatoms in Western Aleutian waters in the summer, 1953 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1959. N 23. P. 1—11.

SUMMARY

Complexes of dominant species of the genus *Chaetoceros* in the Far Eastern seas of Russia are distinguished on the basis of both original and literature data. Lists of the dominant species were analyzed by the method of fuzzy set theory. Based on the measure of similarity, a dendrogram was plotted. A check-list of the dominant species of the genus *Chaetoceros* in the Bering Sea, the Okhotsk Sea and the Sea of Japan with their geographic data is presented.

УДК 582.998 + 581.163 : 581.16.03 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© А. С. Кашин, Ю. А. Демочко

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ В АПОМИКТИЧНЫХ И ПОЛОВЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ASTERACEAE*

A. S. KASHIN, Ju. A. DEMOTSHCO. SEED PRODUCTION IN APOMICTIC AND SEXUAL POPULATIONS OF SOME *ASTERACEAE* SPECIES

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410026 Саратов, ул. Астраханская, 83
Факс (8452) 24-16-96
E-mail: kashinas@sgu.ru
Поступила 16. 09. 2002

Установлено, что семенная продуктивность в большинстве исследованных апомиктичных и половых популяций *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum* при цветении в условиях изоляции без кастрации и беспыльцевом режиме достоверно не различается. Только у *P. officinarum* и *Chondrilla juncea* при беспыльцевом режиме она была достоверно ниже, что говорит в пользу облигатной аллогамности первых и частичной автофертильности вторых. Популяции одного апомиктичного вида могут существенно различаться по уровню семенной продуктивности и соотношению апо- и амфимиксиса. На примере *P. officinarum* продемонстрировано, что популяция, характеризующаяся нестабильными и стрессовыми условиями обитания, подвержена большей амплитуде колебаний доли апомиктичных и амфимиктичных семян (от 0 до 100 %) в потомстве, чем популяция с более стабильными и оптимальными условиями обитания. Более стабильные во времени и пространстве по семенной продуктивности популяции *Pilosella* и *Taraxacum* близки к облигатно апомиктичным, при этом половые и апомиктичные популяции в режиме свободного цветения не имеют заметных различий в динамике семенной продуктивности по годам, но апомиктичные популяции имеют в среднем более высокую семенную продуктивность. Популяции *P. officinarum* и *C. juncea* с ярко выраженной факультативностью апомиксиса являются нестабильными в отношении системы семенного размножения; соотношение доли апомиктичного и амфимиктичного потомства в них значительно варьирует по годам; большая нестабильность семенной продуктивности.

Ключевые слова: автономный гаметофитный апомиксис, семенная продуктивность популяций при различных режимах цветения, динамика апо- и амфимиксиса в популяциях, *Asteraceae*.

В системе семенного размножения большого количества видов успешно сочетаются 2 альтернативных способа образования нового индивидуума: амфимиксис и апомиксис (Грант, 1984). От того, каков способ семенного размножения, каким путем возникают семена (в результате перекрестного опыления, самоопыления или апомиксиса) зависят не только генетические особенности потомства, но и характер цветения, уровень и регулярность плодоношения, а также их изменения под влиянием окружающей среды.

Одним из важнейших параметров системы семенного размножения, отражающим его эффективность и результирующим надежность ее функционирования в целом и

всех структур, участвующих в формировании семени от начальных этапов и до зрелого состояния, является семенная продуктивность. Поэтому для выявления роли, эффективности и адаптивного потенциала важно сравнительное изучение семенной продуктивности как при амфимиктичной, так и при апомиктичной системах размножения.

Большое число работ посвящено семенной продуктивности у амфимиктов, значительно меньшее число — у апомиктов (Richards, 1970; Jeniskens et al., 1984; Rousi et al., 1985; Gadella, 1987, 1991; Mogie, Ford, 1988; Ноглер, 1990; Кашин, Чернышова, 1997; Кашин, 2000) и уж совсем немного работ касается результатов сравнительного изучения семенной продуктивности половых и апомиктичных форм, находящихся в относительно близком родстве.

До настоящего времени до конца не ясно, насколько эффективна апомиктичная система семенного размножения с точки зрения репродуктивного потенциала. Такие данные чрезвычайно интересны сами по себе. Кроме того, они смогут пролить свет на то, как у апомиктичных растений решается проблема импринтинга, т. е. совместимости зародыша и эндосперма, несущих разную долю отцовского и материнского начала. Считается, что у цветковых растений зародыш, а значит и семя, нормально развивается только при условии соотношения плоидности зародыша и эндосперма 2 : 3 (Ноглер, 1990). Однако у апомиктов это соотношение зачастую нарушено (Grimanelli et al., 1997; Camilo, Quarin, 1999). До конца не ясно, сказывается ли это на семенной продуктивности апомиктичных популяций.

Актуальность исследований в области семенной продуктивности апомиктов состоит еще и в том, что в последнее время значительно интенсифицировались работы в области молекулярно-генетической детерминации апомиксиса с целью передачи способности к апомиктичному размножению культурным видам растений, в том числе и тем, основным продуктом потребления у которых являются семена (Kindiger et al., 1996; Grimanelli et al., 1998; Koltunow et al., 1998, 1999; Bantin et al., 2001; Grossniklaus et al., 2001). Очевидно, что от уровня семенной продуктивности в этом случае будет зависеть урожайность, а, значит, и то, насколько оправданными окажутся прогнозы ряда исследователей (Savidan, 1995; Grossniklaus, Schneitz, 1998), что широкое использование апомиксиса в селекции и семеноводстве может обернуться настоящей революцией в растениеводстве и решить продовольственную проблему для человечества в масштабах земного шара. Однако известно, что семенная продуктивность псевдогамных апомиктов обычно низкая и в значительной мере зависит от мужского родителя, прежде всего от уровня его плоидности (Ноглер, 1990). Так, например, у *Fragaria ananasa* она не превышает 40 % (Батурин, 1987). Так как во всех семействах покрытосеменных, за исключением *Asteraceae*, гаметофитный апомиксис именно псевдогамный, то это может явиться существенным барьером на пути эффективного использования данного способа размножения в растениеводстве даже в случае успешной передачи культурным растениям способности к апомиктичному размножению (Кашин, 1999).

С этой точки зрения более привлекательны автономные формы апомиксиса. Для апомиктичных форм родов *Pilosella* и *Taraxacum* отмечена высокая завязываемость семян в изолированных соцветиях (58—98 %), при этом нечетные и четные апомиктичные полиплоиды по степени завязываемости семян не различаются. В целом по этому показателю апомиктичные виды не уступают половым, а чаще превосходят их (Jeniskens et al., 1984; Gadella, 1987, 1991; Mogie, Ford, 1988; Кашин, Чернышова, 1997). Правда, в литературе встречаются данные о низкой реализации у апомиктов «урожая» или рождаемости, равной числу появившихся из семян проростков. Так, по некоторым данным, у *T. officinale* в природных фитоценозах она колеблется от 0.01 до 10 % (Жукова, 1995), при этом семенное воспроизводство может существенно тормозиться при резком ухудшении экологической обстановки (Жукова, 1995; Фролова, 1999). Однако сходным образом в условиях луговых ценозов ведут себя и половые популяции (Фролова, 1999).

Следует отметить, что и в отношении автономных апомиктов данных о семенной продуктивности и тем более о ее динамике по годам или в зависимости от условий

обитания также чрезвычайно недостаточно. И это несмотря на то, что такие формы чрезвычайно удобны для исследования семенной продуктивности и степени выраженности апомиксиса, так как у них возможно получение апомиктичных семян в условиях беспыльцевого режима и в условиях исключения возможности перекрестного опыления (Кашин, 2000). При этом представители сем. *Asteraceae* удобны еще и тем, что строение соцветия позволяет легко осуществлять кастрацию мужской генеративной сферы сразу у всех цветков соцветия.

Исходя из вышеизложенного, целью настоящей работы явилось выявление динамики семенной продуктивности некоторых автономных апомиктов и их половых сородичей из сем. *Asteraceae* во времени и пространстве. В работе решались следующие задачи: 1) исследование семенной продуктивности в популяциях некоторых апомиктичных видов *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Chondrilla* при различных режимах цветения; 2) сравнительный анализ семенной продуктивности в различных популяциях одних и тех же апомиктичных видов *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Chondrilla*, пространственно разделенных между собой; 3) сравнительный анализ семенной продуктивности популяций половых и апомиктичных видов, принадлежащих к одному роду.

Материал и методика

Были изучены выборки растений из популяций *Taraxacum officinale* Wigg, *T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir., *T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz., *Hieracium umbellatum* L., *Chondrilla juncea* L., *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip., *P. vaillantii* (Tausch) Sojak., *P. praealta* (V. ex G.) F. Schultz et Sch. Bip., *P. echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. и микровидов гибридогенного происхождения *P. officinarum* × *P. vaillantii*, *P. echioides* × *P. praealta* и *P. praealta* × *vaillantii* (табл. 1). Для апомиктичных представителей рода *Pilosella* характерна апоспория Hieracium-типа; для представителей рода *Taraxacum*, *Hieracium* и *Chondrilla* — диплоспория Taraxacum-типа (Ноглер, 1990). Считается, что в пределах рода *Chondrilla* вовсе нет половых видов (Ильин, 1930).

В работе приведены результаты 4 лет (1998—2001 гг.) исследований растений одних и тех же природных и экспериментальных популяций, произрастающих в разных районах Саратовской обл. Экспериментальные популяции были созданы в Ботаническом саду Саратовского государственного университета (СГУ) в 1998 г. путем переноса части растений из соответствующих естественных популяций. Кроме того, проведено сравнение с частично опубликованными (Кашин, 2000) данными по семенной продуктивности этих же популяций в предыдущие годы (1993—1997 гг.).

Определение видов и гибридных форм *Pilosella* и *Hieracium* по гербарным образцам осуществлено научным сотрудником Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН А. Н. Сенниковым, определение видов *Taraxacum* и *Chondrilla* — профессором кафедры ботаники и экологии СГУ М. А. Березуцким.

Семена растений были собраны в естественных популяциях с соцветий, находившихся в условиях свободного цветения, беспыльцевого режима и в условиях возможности самоопыления, т. е. изоляции некастрированных цветков. Для оценки завязываемости семян в условиях возможности самоопыления и беспыльцевого режима соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Для создания беспыльцевого режима цветения цветки предварительно механически кастрировались путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. В каждой популяции исследовалось около 30 соцветий, отбор которых осуществлялся произвольно.

ТАБЛИЦА 1

Видовая принадлежность растений исследованных популяций

Род	Секция	Вид	№ популяции и ее местоположение	Размножение
Chondrilla	*Chondrilla*	*C. juncea*	94 — опушка широколиственного леса, Б.-Карабулакский р-н; 67 — опушка аренной дубравы, Краснокутский р-н; 85 — склон горы Лысой, г. Саратов.	apo
Taraxacum	*Taraxacum*	*T. officinale*	92 — дендрарий ботсада СГУ, г. Саратов; 48а — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н.	apo
	Serotina	*T. serotinum*	47 — сухой луг, Б.-Карабулакский р-н; 65 — типчаково-полынная степь, Пугачевский р-н; 64 — опушка нагорной дубравы, Саратовский р-н; 68 — полынная степь, Краснокутский р-н.	sex
	Leptocephala	*T. bessarabicum*	95 — полынная степь, Поласовский р-н, Волгоградская обл.; 70 — пойма р. Еруслан, Краснокутский р-н.	sex
Hieracium	*Umbellata*	*H. umbellatum*	51 — сухая балка, Пугачевский р-н; 71 — опушка аренной дубравы, Краснокутский р-н; 76 — опушка елового леса в окрестностях Йошкар-Олы, Марий-Эл; 93 — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н; 93а — остепненный сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н; 103 — остепненный сосновый бор, Краснокутский р-н.	sex
Pilosella	*Cymosina*	*P. vaillantii*	22и — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н.	apo
	Echinina	*P. echioides*	22ф — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н; 33ф — остепненный сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н; 66 — сухая балка, Пугачевский р-н; 96 — опушка остепненного соснового бора, Краснокутский р-н.	sex
	Pilosella	*P. officinarum*	22а — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н; 33а — остепненный сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н; 22а(э) — экспериментальная из растений популяции 22а, ботсад СГУ; 33а(э) — экспериментальная из растений популяции 33а, ботсад СГУ; 97а — сосновый бор, Балтайский р-н; 99а — опушка остепненного соснового бора, Аткарский р-н; 101а — остепненный сосновый бор, Татищевский р-н.	apo
	Praealtina	*P. praealta*	22г — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н; 97г — влажный луг, Балтайский р-н.	apo

Род	Секция	Вид	№ популяции и ее местоположение	Размно-жение
Pilosella	?	*P. praealta* × *vaillantii*	22г/и — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н.	
	?	*P. echioides* × *praealta*	22ф/г — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н.	apo
	?	*P. officinarum* × *vaillantii*	22к — влажный луг, Б.-Карабулакский р-н.	apo

Примечание. sex — половой способ семенного размножения, apo — факультативно апомиктичный способ размножения.

Результаты и обсуждение

По полученным в 1998—2001 гг. данным о семенной продуктивности популяций при свободном цветении из всех исследованных популяций видов рода *Pilosella* наиболее стабильной в отношении семенной продуктивности была апомиктичная популяция *P. praealta* (22г) (рис. 1). В остальных популяциях при данном режиме цветения уровень семенной продуктивности по годам мог изменяться более чем двукратно (от 30—50 до 80—90 %), но ниже 30 % фактически не снижался. При этом заметных различий в динамике семенной продуктивности между половыми *P. echioides* (22ф, 33ф, 66, 96) и апомиктичными популяциями прочих видов и гибридных форм *Pilosella* не наблюдалось, хотя именно в популяциях *P. echioides* наряду с популяциями *P. officinarum* отмечен минимальный уровень семенной продуктивности (рис. 1—3).

2 популяции одного вида *P. officinarum* (22а и 33а) в условиях свободного цветения в 1999 и 2000 гг. вели себя весьма сходным образом, хотя в 1998 и 2001 гг. по семенной продуктивности между этими популяциями имелись достоверные различия. Динамика семенной продуктивности по годам в каждой популяции, вероятнее всего, обусловливалась исключительно условиями внешней среды. При этом условия обитания 1999 и 2000 гг. более благоприятствовали высокой семенной продуктивности по большинству популяций, чем условия 1998 и 2001 гг., когда наблюдалось снижение семенной продуктивности в популяциях в 1.5—2.0 раза (рис. 1). Дополнительное исследование в 2001 г. еще 3 популяций данного вида (97а, 99а, 101а) из различных районов Саратовской обл. (рис. 3), а в 2000 г. — экспериментальных популяций, созданных в ботаническом саду путем перенесения растений из соответствующих естественных популяций 22а и 33а (рис. 2), также подтверждает относительно высокий и достоверно различающийся между популяциями уровень семенной продуктивности при свободном цветении.

Существенные межпопуляционные различия по семенной продуктивности при свободном цветении отмечены и у *P. echioides* (рис. 1—3).

Семенная продуктивность популяции *P. praealta* (22г) была самой стабильной при беспыльцевом режиме цветения во все годы наблюдений (1993—2001). Только в 1994 г. она существенно (примерно на 20 %) превосходила таковую по остальным годам наблюдений. В остальные же годы достоверных различий не наблюдалось: она варьировала в интервале 50.4—63.2 % и была близка к семенной продуктивности при свободном цветении (рис. 4). В популяции 97г, исследованной в 2001 г. в Балтайском р-не, семенная продуктивность при беспыльцевом режиме была также высокой и фактически равной семенной продуктивности при свободном цветении (рис. 3). Кстати, она достоверно не отличалась от семенной продуктивности популяции 22г.

Трудно определенно сказать о динамике семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения в популяции *P. vaillantii* (22и), так как по данному режиму

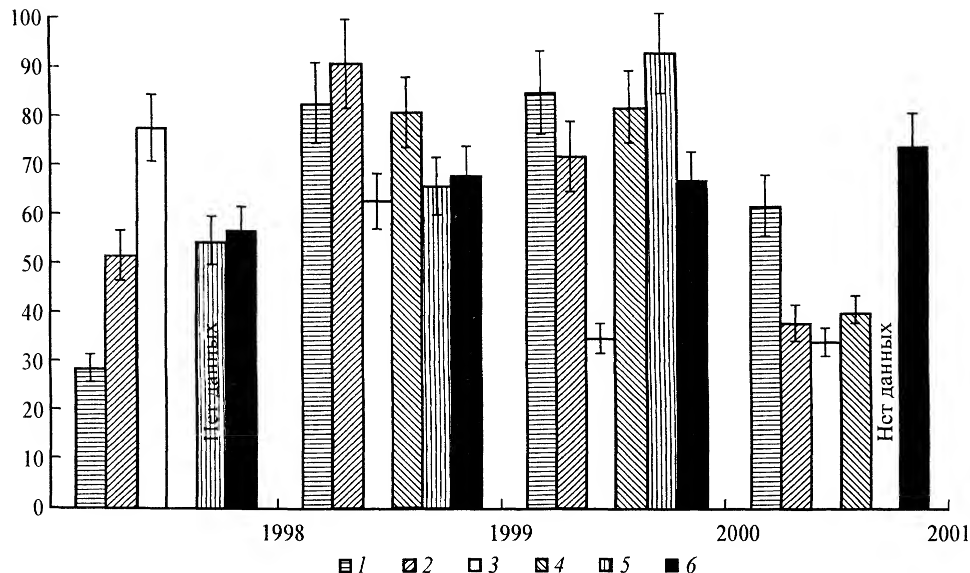


Рис. 1. Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Pilosella* в 1998—2001 гг. при свободном цветении.

1 — *P. officinarum* 33а, *2* — *P. officinarum* 22а, *3* — *P. echioides* 33ф, *4* — *P. echioides* 22ф, *5* — *P. vaillantii* 22и, *6* — *P. praealta* 22г. По оси ординат — семенная продуктивность, %; по оси абсцисс — годы наблюдений.

цветения популяция исследовалась только в 1995 и 2000 гг. При этом в 1995 г. она была высокой (около 85 %), а в 2000 г. — почти в 3 раза ниже (около 30 %) (рис. 4). Эти данные говорят больше в пользу того, что данная популяция в отношении семенной продуктивности в условиях беспыльцевого режима нестабильна.

Более определенно можно сказать о динамике семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения в популяциях *P. officinarum*. При существенных колебаниях семенной продуктивности по годам в обеих исследованных популяциях она существенно выше в популяции влажного луга (22а), чем в популяции остепненного соснового бора (33а). Если в первой популяции она не опускалась ниже 28.3 % и достигала обычно 60—80 %, то во второй — 2 года (2000 и 2001 гг.) была чуть выше 10 %, а в 1999 г. вообще была равна 0. Лишь в 1994 г. она достоверно не отличалась от семенной продуктивности популяции влажного луга, в остальные годы значительно уступала ей (рис. 4). Такая же закономерность наблюдалась в 2000 г. и в соответствующих экспериментальных популяциях, которые были созданы в 1998 г. на территории ботанического сада СГУ путем переноса растений из естественных популяций (рис. 3). При этом семенная продуктивность в экспериментальных популяциях при свободном цветении была весьма близкой и в популяции 22а(э), в среднем даже несколько более низкой, чем в популяции 33а(э) (рис. 3).

Так как при беспыльцевом режиме цветения завязываться могли только апомиктичные семена, а апомиксис у представителей *Asteraceae* автономный, то можно с уверенностью говорить о том, что уровень семенной продуктивности в условиях беспыльцевого режима цветения отражает частоту апомиксиса в данных популяциях. Поэтому близкие или достоверно неразличимые уровни семенной продуктивности при свободном цветении и при беспыльцевом режиме цветения в популяциях *P. praealta* (рис. 1—4) говорят о том, что эти популяции близки к облигатно апомиктичным. А высокий и стабильный уровень продуктивности во все годы наблюдений может свидетельствовать в пользу того, что выраженность апомиксиса, близкая к облигатной, в большей степени гарантирует высокий и стабильный уровень семенной продуктивности в популяциях автономных апомиктов независимо от колебаний условий внешней среды.

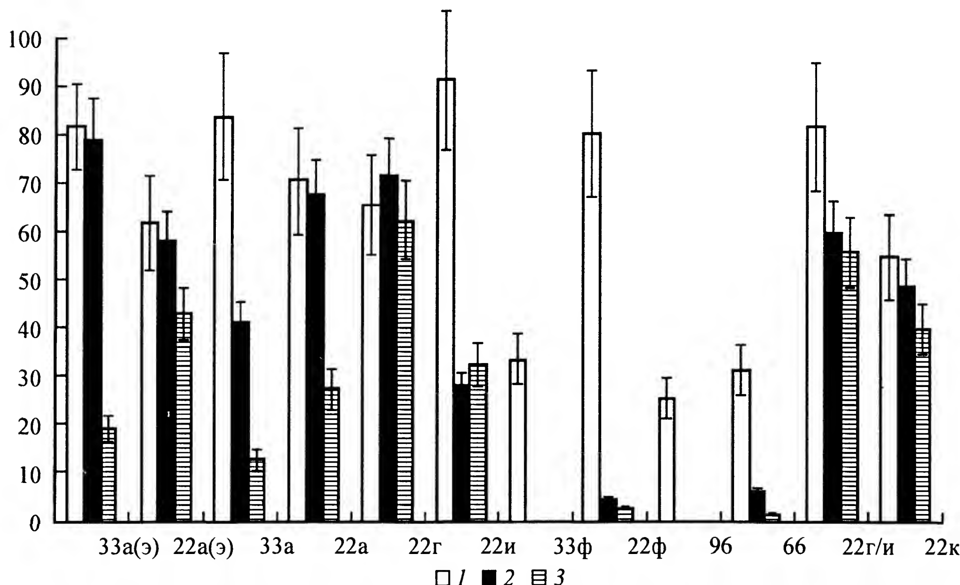


Рис. 2. Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Pilosella* в 2000 г. при различных режимах цветения.

1 — свободное цветение, *2* — режим возможности самоопыления, *3* — беспыльцевой режим. По оси ординат — семенная продуктивность, %; по оси абсцисс — условный номер популяции.

Широкое варьирование семенной продуктивности при беспыльцевом режиме в популяциях *P. officinarum* говорит о том, что частота апомиксиса в них сильно колеблется по годам, т. е. указывает на нестабильный и явно факультативный характер проявления апомиктичного размножения у данного вида. Более того, низкая семенная продуктивность при данном режиме цветения в популяции остепненного соснового бора (33а) в отдельные годы (в 2000—2001 гг. — на уровне 11—13 %, а в 1999 г. — 0) (рис. 4) при условии высокой семенной продуктивности в эти же годы в режиме свободного цветения (не ниже 61.2 %) (рис. 1) указывает на то, что данная популяция подвержена крайней динамике выраженности апо-амфимиксиса по годам, а в отдельные годы тяготеет к половой или ведет себя как половая популяция. Подтверждает вывод и нулевая семенная продуктивность в популяции *P. officinarum* 97а из Балтайского р-на, отмеченная в 2001 г. в условиях беспыльцевого режима цветения; при этом частота завязываемости семян в условиях свободного цветения была на уровне 58.8 ± 4.4 % (рис. 3).

Т. е. в популяции остепненного соснового бора (33а) наблюдаются колебания выраженности регулярного апомиксиса, а соответственно и амфимиксиса от 0 до 100 %. Кстати, на крайнюю нестабильность системы семенного размножения именно у растений данной популяции указывают и данные по кариотипической изменчивости (Кашин, 2000).

Вторая из исследованных в течение нескольких лет популяций *P. officinarum* — популяция влажного луга (22а) — характеризуется гораздо большей стабильностью семенной продуктивности при беспыльцевом режиме, хотя и значительно уступает в этом отношении популяциям *P. praealta*. Полученные результаты говорят в пользу того, что и эта популяция относится к числу факультативно апомиктичных со значительной выраженностью, против популяций *P. praealta*, факультативности апомиксиса, но с меньшей динамикой амфимиксиса по годам, чем популяция остепненного соснового бора. Интересно, что условия обитания растений популяции *P. officinarum* влажного луга (22а) характеризуются большей стабильностью, меньшей аридностью и стрессовостью, чем популяция остепненного соснового бора (33а). Это указывает на

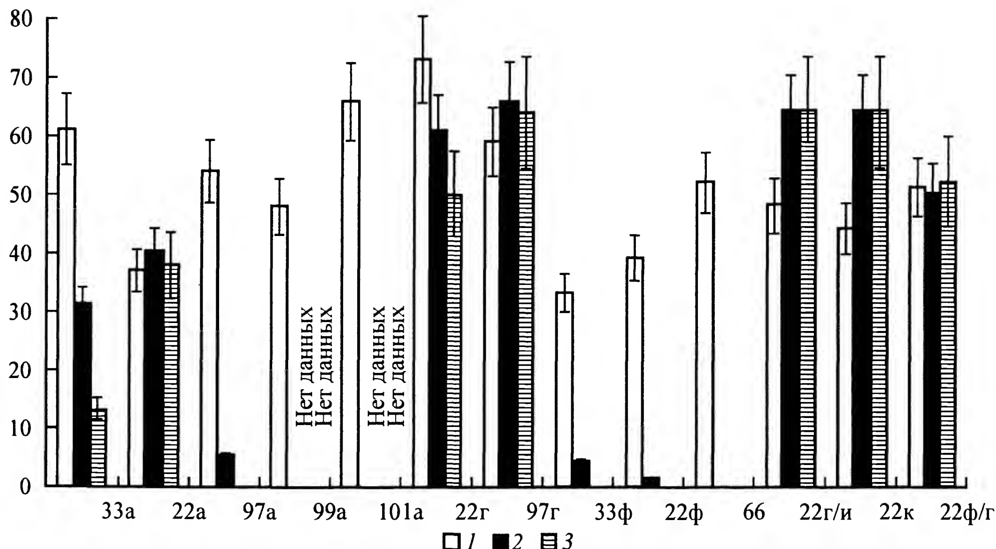


Рис. 3. Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Pilosella* в 2001 г. при различных режимах цветения.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

то, что нестабильные и стрессовые условия обитания в большей мере сказываются на нестабильности системы семенного размножения (выраженности апо- и амфимиксиса) в популяциях. По крайней мере, этот вывод справедлив в отношении выраженности регулярного апомиксиса. Так как беспыльцевой режим цветения выявляет лишь степень выраженности апозиготии или партеногенеза, но не апомейоза, на основании полученных данных нельзя делать подобного же вывода относительно выраженности апоспории в популяциях в годы наблюдений.

Результаты исследования семенной продуктивности в условиях беспыльцевого режима цветения подтверждают, что все исследованные популяции *P. echioides* являются половыми или близкими к половым. Уровень семенной продуктивности во всех 4 популяциях во все годы наблюдений не превышал нескольких процентов, а чаще равнялся нулю (рис. 2—4).

Известно, что факультативно апомиктичные виды и их сородичи — облигатные или почти облигатные перекрестники (Грант, 1984; Jeniskens et al., 1984; Rousi et al., 1985; Рубцова, 1989; Кашин, Шишкинская, 1999), т. е. следует ожидать, что при цветении в режиме возможности самоопыления завязываются только апомиктичные семена, а значит и семенная продуктивность при данном режиме цветения не должна достоверно отличаться от семенной продуктивности при беспыльцевом режиме. Правда, процедура механической кастрации может существенно занижать данные по частоте образования апомиктических семян от реального уровня. Это может происходить по двум причинам: во-первых, неточность проведения среза может приводить к повреждению завязей и не развитию части семян по этой причине; во-вторых, прокастрированные таким образом цветки могут отмирать в условиях сухой и жаркой погоды из-за пересыхания, а в условиях затяжного ненастья — из-за загнивания, так как площадь среза оказывается достаточно большой и незащищенной эпидермисом.

Полученные нами данные по 2000—2001 гг. показывают, что достоверных различий в семенной продуктивности между беспыльцевым режимом цветения и режимом возможности самоопыления фактически нет в популяциях *P. praealta* (22г и 97г), *P. vaillantii* (22и). *P. echioides* (22ф и 33ф), а также во всех гибридных популяциях (*P. praealta* × *vaillantii*, *P. officinarum* × *vaillantii*, *P. echioides* × *P. praealta*). Кроме того, в 2001 г. их нет и в популяциях *P. officinarum* 22а и 97а. По обоим годам наблю-

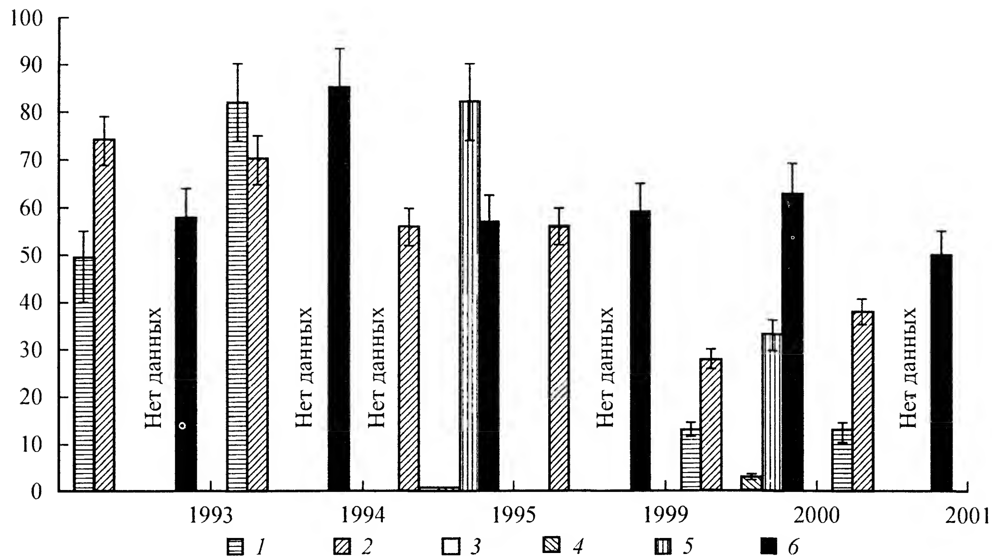


Рис. 4. Семенная продуктивность растений исследованных популяций *Pilosella* в 1993—2001 гг. при беспыльцевом режиме.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

дений семенная продуктивность в условиях возможности самоопыления выше, чем при беспыльцевом режиме отмечена только в популяции *P. officinarum* (33а), а в 2000 г. еще и в экспериментальных популяциях (22а(э), 33а(э)) и в естественной популяции 22а (рис. 2, 3).

Сравнение результатов многолетних наблюдений (рис. 4, 5) показывает, что в тех же популяциях *P. praealta* (22г), *P. vaillantii* (22и), *P. echioides* (22ф и 33ф) действительно нет достоверных различий по семенной продуктивности в условиях беспыльцевого режима цветения и при возможности опыления, чего нельзя сказать о популяциях *P. officinarum* (22а и 33а).

Таким образом, полученные результаты показывают, что подавляющее большинство апомиктичных и половых популяций *Pilosella* действительно являются облигатными перекрестниками. Это позволяет интерпретировать данные по семенной продуктивности, полученные по большинству популяций при режиме цветения в условиях изоляции без кастрации, как данные, показывающие частоту завязываемости апомиктичных семян. При сравнении семенной продуктивности при этих режимах цветения по половым популяциям становится очевидным, что в большинстве случаев в популяциях уровень автофертильности не превышает 1—3 %. Только в случае *P. officinarum*, особенно по популяции остепненного соснового бора 33а, речь может идти о частичной автофертильности, причем существенно варьирующей по годам. Правда, и в этом случае остается вероятность того, что несоответствие в семенной продуктивности при двух режимах цветения есть следствие субъективных факторов, связанных с методикой кастрации. Это тем более вероятно для популяции 33а, которая обитает в резко экстремальных и нестабильных условиях.

Очевидно, что и по продуктивности семян в режиме возможности самоопыления во все годы наблюдений (1993—2001 гг.) наиболее стабильной действительно является популяция *P. praealta* (рис. 5). За 9 лет наблюдений семенная продуктивность в условиях возможности самоопыления не опускалась ниже 55 %, а в последние 5 лет варьировала в очень узком интервале (55—70 %). Половые популяции *P. echioides* стабильно не завязывали семена при этом режиме цветения. Только в 1993 г. в популяции остепненного бора (33ф), а в 1994 г. — в популяции влажного луга (22ф) отмечен высокий уровень завязываемости семян (около 50 %). Однако, как показало исследо-

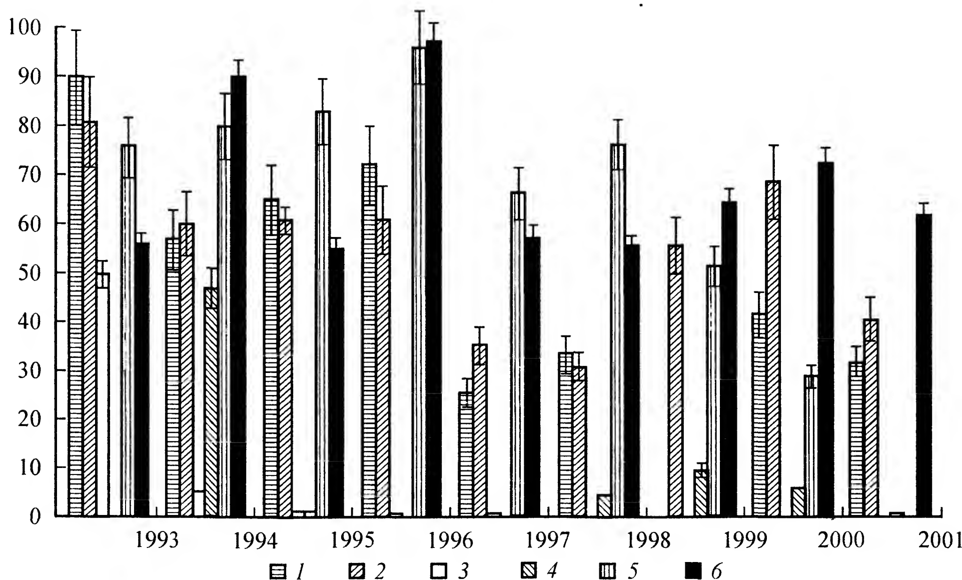


Рис. 5. Семенная продуктивность растений исследованных популяций *Pilosella* в 1993—2001 гг. в режиме возможности самоопыления.

Обозначения те же, что и на рис. 1. У 22ф и 33ф в 1993—1994 гг. семянки партенокарпические.

вание, это были партенокарпические семена (Кашин и др., 1999). Гораздо более нестабильной против популяции *P. praealta* была семенная продуктивность в популяции *P. vaillantii*. Амплитуда колебаний семенной продуктивности в данной популяции наблюдалась в интервале от 30 до 95 %. Максимальная степень нестабильности наблюдалась опять же в популяциях *P. officinarum*. При этом из двух отслеженных в течение 9 лет популяций более нестабильной была именно популяция остепненного соснового бора (33а).

Среди видов рода *Taraxacum* в зависимости от частоты завязываемости семян в условиях самоопыления выделяют факультативно агамоспермные (20—80 %), половые (близко к 0) и облигатно агамоспермные (свыше 80 %) формы (Richards, 1970; Rousi et al., 1985). По другому мнению, частота завязываемости семян при самоопылении даже на уровне 85—90 % позволяет относить форму к факультативно агамоспермной (Jeniskens et al., 1984). Последняя точка зрения ближе к истине, так как вероятнее всего, что облигатно апомиктичные формы в природе не существуют (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Asker, 1979; Ноглер, 1990; Asker, Jerling, 1992), либо даже облигатный апомиксис в принципе невозможен (Mazzucato et al., 1996; Кашин, 1999). Предложенные критерии оценки можно распространить на все роды сем. *Asteraceae*, в которых встречается апомиксис (Кашин, 2000).

Полученные нами данные говорят о том, что если судить по семенной продуктивности в условиях самоопыления, то отдельные популяции или виды, такие как например *P. officinarum*, будут подпадать то под категорию половых, то под категорию факультативно апомиктичных видов. С нашей точки зрения, их следует считать видами с нестабильной системой размножения, у которых, по крайней мере, выраженность регулярного апомиксиса широко варьирует по годам, вплоть до полного подавления.

Таким образом, из результатов исследования половых и апомиктичных (апоспоровых) популяций рода *Pilosella* следует, что: 1) половые и апомиктичные популяции в режиме свободного цветения не имеют между собой заметных различий в динамике семенной продуктивности; 2) в большинстве исследованных апомиктичных и половых популяций уровни семенной продуктивности при режимах цветения в условиях изоляции без кастрации и при беспыльцевом режиме достоверно не различаются. Это

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Hieracium umbellatum* в 1998—2001 гг. при различных режимах цветения

№ популяции	Режим цветения	Семенная продуктивность, %			
		1998	1999	2000	2001
51	Свободное			26.8 ± 18.7	
	Самоопыление			1.41 ± 1.13	0
	Беспыльцевой			0	0
71	Свободное		73.33 ± 3.43		
76	Свободное		77.83 ± 3.99		
93	Свободное	69.69 ± 5.87	69.54 ± 5.32	67.53 ± 5.92	
	Самоопыление			2.02 ± 8.71	2.92 ± 1.43
	Беспыльцевой			8.84 ± 5.32	0
93[a]	Свободное	83.67 ± 3.41	72.64 ± 5.24	75.73 ± 4.43	53.12 ± 5.94
	Самоопыление		0	7.91 ± 4.82	1.73 ± 1.51
	Беспыльцевой			13.14 ± 6.71	0
103	Свободное				72.12 ± 6.01
	Самоопыление				0
	Беспыльцевой				0

Примечание. Здесь и далее по незаполненным ячейкам таблицы нет данных.

свидетельствует в пользу того, что они являются облигатными перекрестниками. Уровень автофертильности не превышает 1—3 %. Только в отношении *P. officinarum* речь может идти о частичной автофертильности, существенно варьирующей по годам; 3) апомиктичные популяции *P. praealta* и всех исследованных гибридных форм являются близкими к облигатно апомиктичным. Они, вероятно, и облигатно аллогамны. Высокий и стабильный уровень продуктивности в этих популяциях во все годы наблюдений может свидетельствовать в пользу того, что выраженность апомиксиса, близкая к облигатной, в большей степени гарантирует высокий и стабильный уровень семенной продуктивности в популяциях независимо от колебаний условий внешней среды; 4) популяции *P. officinarum* с ярко выраженной факультативностью апомиксиса являются нестабильными в отношении системы семенного размножения: соотношение доли апомиктичного и амфимиктичного воспроизводства в них значительно варьирует по годам. При этом популяция остепненного соснового бора 33а, характеризующаяся более нестабильными и стрессовыми условиями обитания растений, в большей мере, чем популяция влажного луга 22а, подвержена этим колебаниям: выраженность апомиксиса, а соответственно и амфимиксиса в ней может варьировать от 0 до 100 %. Обе популяции, вероятно, имеют склонность и к факультативной автофертильности.

Исследованные популяции *H. umbellatum* являются близкими к облигатно половым. Семенная продуктивность в условиях свободного цветения в большинстве из них находится на уровне 53—84 %. Только популяция 51 из Пугачевского р-на демонстрировала семенную продуктивность в условиях свободного цветения ниже 30 %. В условиях беспыльцевого режима цветения и при изоляции без кастрации семенная продуктивность во всех популяциях либо была равна 0, либо не превышала 8—13 %. Характерно, что в 2001 г. во всех популяциях семенная продуктивность при двух последних режимах цветения была равна или близка к 0, а в 2000 г. растения имели завязываемость семян до 8—13 % (табл. 2). Это может указывать на то, что в зависимости от внешних условий популяции данного вида ведут себя то как облигатно амфимиктичные, то в незначительном количестве завязывают и апомиктичные семена.

То, что в исследованных популяциях апомиктичного (диплоспорового) *T. officinale* уровень семенной продуктивности при всех режимах цветения достоверно не раз-

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Taraxacum* в 1998—2001 гг. при различных режимах цветения

Вид и № популяции	Режим цветения	Семенная продуктивность, %			
		1998	1999	2000	2001
T. serotinum, 47	Свободное		73.08 ± 3.40	22.64 ± 7.11	
	Самоопыление			0	
	Беспыльцевой			0	
T. serotinum, 64	Свободное	4.27 ± 2.30			
T. serotinum, 65	Свободное	52.56 ± 6.18		11.84 ± 5.87	
	Самоопыление			0	0
	Беспыльцевой			6.66 ± 6.65	0
T. serotinum, 68	Свободное		40.36 ± 4.26		
T. officinale, 92	Свободное		84.09 ± 2.95		92.94 ± 2.41
	Самоопыление				91.52 ± 2.52
	Беспыльцевой			63.00 ± 12.31	93.93 ± 1.31
T. officinale, 48[a]	Свободное			87.20 ± 2.42	96.45 ± 1.32
	Самоопыление		92.01 ± 3.81	79.68 ± 8.27	93.97 ± 2.43
	Беспыльцевой			64.17 ± 7.29	97.27 ± 9.89
T. bessarabicum, 70	Свободное			33.99 ± 6.97	66.96 ± 5.60
	Самоопыление			0	
	Беспыльцевой			0	
T. bessarabicum, 95	Свободное			59.56 ± 7.45	
	Самоопыление			0	
	Беспыльцевой			0	

личался, говорит в пользу того, что выраженность апомиксиса у них близка к облигатной. При этом, также как в случае апоспоровых *P. praealta* и гибридных форм *Pilosella*, эти, близкие к облигатно апомиктичным, популяции имели высокий (в большинстве близкий к 100 %) и стабильный уровень семенной продуктивности, хотя семенная продуктивность в популяциях 2000 г. уступает таковой 1999 и 2001 гг. (табл. 3).

Характерно, что половые популяции *T. serotinum* и *T. bessarabicum* даже в условиях свободного цветения имели во все годы наблюдений несравнимо более низкий уровень семенной продуктивности. Он не превышал 70 %, а в половине случаев вообще был на уровне 4—35 % (табл. 3). Это дает основания предполагать, что у диплоспоровых автономных апомиктов, во всяком случае у близких к облигатно апомиктичным, семенная продуктивность стабильнее и значительно выше, чем у их половых сородичей.

При исследовании нами 3 популяций диплоспорового вида *C. juncea* выявлено, что семенная продуктивность при свободном цветении существенно варьировала — в интервале от 40—60 до 85—90 %. При этом в 1999 г. во всех популяциях уровень семенной продуктивности был значительно выше, чем в 2000—2001 гг. Характерно, что семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения в популяциях в 2001 г. была на 30—50 % ниже, чем в 2000 г., т. е. выраженность апомиксиса в 2001 г. в популяциях была значительно ниже, причем в 2000 г. она достоверно не отличалась от семенной продуктивности в условиях свободного цветения, а в 2001 г. на 30—50 % уступала таковой. Это говорит о том, что популяции *C. juncea* имеют относительно неустойчивую систему семенного размножения и в отдельные годы высокий процент семян завязывался половым путем. К тому же степень выраженности апомиксиса в

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях *Chondrilla* в 1999—2001 гг. при различных режимах цветения

Вид и № популяции	Режим цветения	Семенная продуктивность, %		
		1999	2000	2001
C. juncea, 67	Свободное	85.31 ± 4.05	40.62 ± 7.61	64.32 ± 6.31
	Самоопыление		60.13 ± 8.51	70.44 ± 8.02
	Беспыльцевой		52.31 ± 12.84	27.73 ± 14.01
C. juncea, 94	Свободное	89.06 ± 2.08	57.12 ± 7.61	58.19 ± 9.87
	Самоопыление	30.39 ± 12.75	32.14 ± 9.00	45.14 ± 6.67
	Беспыльцевой		42.51 ± 10.12	27.68 ± 7.01
C. juncea, 85	Свободное	88.17 ± 1.86		
C. juncea × *canescens*, 72	Свободное		58.32 ± 14.23	

различные годы в этих популяциях существенно варьирует. Таким образом и на примере диплоспорового апомикта *C. juncea* нами показано, что факультативно апомиктичные популяции с высокой степенью выраженности полового размножения подвержены значительным колебаниям соотношения половых и апомиктичных семян в различные годы. Так как одна и та же тенденция наблюдалась в обеих исследованных популяциях, то можно говорить о том, что это связано, прежде всего, с изменяющимися климатическими условиями. Существенное колебание семенной продуктивности при свободном цветении в исследованных популяциях данного вида при условии неустойчивости системы семенного размножения подтверждает сделанный на примере видов *Pilosella* вывод о том, что виды и популяции с ярко выраженной факультативностью апомиксиса характеризуются нестабильностью семенной продуктивности.

В условиях цветения при изоляции без кастрации в одних и тех же популяциях *C. juncea* семенная продуктивность была, как правило, выше, чем при беспыльцевом режиме. Чаще всего уровень ее при изоляции без кастрации был промежуточным между семенной продуктивностью при свободном цветении и таковой при беспыльцевом режиме (табл. 4). Это говорит о том, что популяции *C. juncea*, скорее всего, являются факультативными самоопылителями. Т. е., так же как в случае с популяциями *Pilosella*, именно апомиктичная форма с ярко выраженной факультативностью проявляет склонность и к значительной выраженности самофертильности.

Выводы

1. Уровень семенной продуктивности в большинстве апомиктичных и половых популяций *Pilosella*, *Taraxacum*, *Hieracium* при режимах цветения в условиях изоляции без кастрации и при беспыльцевом режиме достоверно не различается. Только у *P. officinarum* и *C. juncea* семенная продуктивность при беспыльцевом режиме была достоверно ниже. Это говорит в пользу облигатной или близкой к облигатной аллогамности первых и частичной автофертильности вторых.

2. Различные популяции одного вида могут существенно различаться по уровню и качеству семенной продуктивности. Так, например, популяция *P. officinarum* остепненного соснового бора 33а в большей мере, чем популяция влажного луга 22а, подвержена колебаниям завязываемости апомиктичных и амфимиктичных семян (в интервале от 0 до 100 %). Именно популяция остепненного соснового бора характеризуется нестабильными и стрессовыми условиями существования. Более стабильны во времени и пространстве по уровню семенной продуктивности апомиктичные популя-

ции тех видов *Pilosella* (*P. praealta*, все исследованные гибридных форм и, возможно, *P. vaillantii*) и *Taraxacum* (*T. officinale*), у которых уровень семенной продуктивности при различных режимах достоверно не различается, т. е. которые являются близкими к облигатно апомиктичным.

3. Половые и апомиктичные популяции *Pilosella* в режиме свободного цветения не имеют заметных различий в динамике семенной продуктивности, в то же время апомиктичные популяции *T. officinale* имеют более высокую семенную продуктивность, чем половые популяции *T. serotinum* и *T. bessarabicum*. Возможно, это связано с выраженностью апомиксиса, близкой к облигатной, у *T. officinale*.

4. Популяции *P. officinarum* и *C. juncea* с ярко выраженной факультативностью апомиксиса являются нестабильными в отношении системы семенного размножения: соотношение доли апомиктичного и амфимиктичного потомства в них значительно варьирует по годам. При этом амплитуда колебаний соотношения доли апомиктичных и амфимиктичных семян зависит от внешних условий. В более стрессовых и нестабильных условиях обитания популяции амплитуда колебаний этого соотношения достоверно шире, чем в популяциях со стабильными и менее стрессовыми условиями обитания.

Благодарности

Работа выполнена по теме проекта Российского фонда фундаментальных исследований (№ 00-04-49376) и гранта Министерства образования РФ (№ Е 00-6.0-42) по фундаментальным исследованиям в области естественных наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батурин С. О. Сравнительное изучение фертильности апомиктичного клона крупноплодной земляники Мици Штиндлер и его исходной формы // Проблемы апомиксиса и отдаленной гибридизации. Новосибирск, 1987. С. 192—199.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 225 с.

Ильин М. М. *Chondrilla* L. // Бюл. отд. каучукон. 1930. № 3. С. 1—61.

Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999. Т. 35. № 8. С. 1041—1053.

Кашин А. С. Семенная продуктивность апомиктов // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб., 2000. С. 266—270.

Кашин А. С., *Чернышова М. В.* Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 14—24.

Кашин А. С., *Шишкинская Н. А.* Апомиксис. Саратов, 1999. 102 с.

Кашин А. С., *Чернышова М. В.*, *Сенников А. Н.* и др. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. Базовые таксономические виды // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 25—38.

Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. С. 39—91.

Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989. 154 с.

Фролова Н. П. Семенное размножение *Taraxacum officinale* Wigg. в различных природных фитоценозах // Репродуктивная биология растений на Севере. Сыктывкар, 1999. С. 63—74.

Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd 66. H. 2. S. 231—240.

Asker S. E., *Jerling L.* Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.

Bantin J., *Matzk F.*, *Dresselhaus T.* *Tripsacum dactyloides* (*Poaceae*): a natural model system to study parthenogenesis // Sex. Pl. Reprod. 2001. Vol. 14. P. 219—226.

Camilo L., *Quarin C. L.* Effect of pollen source and pollen ploidy on endosperm formation and seed set in pseudogamous apomictic *Paspalum notatum* // Sex. Pl. Reprod. 1999. Vol. 11. N 6. P. 331—335.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6. N 1—3. P. 469—479.

Gadella T. W. J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella* // Bot. Notis. 1972. Bd 25. N 4. S. 361—369.

Gadella T. W. J. Sexual tetraploid and apomictic pentaploid population of *Hieracium pilosella* (*Compositae*) // Plant Syst. and Evol. 1987. Vol. 157. N 3—4. P. 219—245.

Gadella T. W. J. Reproduction, variation and interspecific hybridization in the species of *Hieracium* section *Pilosella* (*Compositae*) // Polish Bot. Stud. 1991. Vol. 2. P. 85—103.

Grimanelli D., *Hernandez M.*, *Perotti E.* et al. Dosage effects in the endosperm of diplosporous apomictic *Tripsacum* (*Poaceae*) // Sex. Pl. Reprod. 1997. Vol. 10. N 5. P. 279—280.

Grimanelli D., Leblanc O., Espinosa E. et al. Non — Mendelian transmission of apomixes in maize-*Tripsacum* hybrids caused by a transmission ratio distortion // Heredity. 1998. Vol. 80. N 1. P. 40—47.
Grossniklaus U., Nogler G. A., Dijk P. J. van. How to avoid sex: the genetic control of gametophytic apomixes // Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 1491—1498.
Grossniklaus U., Schneitz K. The molecular and genetic basis of ovule and megagametophyte development // Seminars in Cell and Developmental Biology. 1998. Vol. 9. P. 227—238.
Jeniskens M.-J. P. J., Wetzels P., Sterk A. A. Aspects of the flowering ecology of taxa of *Taraxacum* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 104. S. 369—400.
Kindiger B., Sokolov V., Dewald C. A comparison of apomictic reproduction in eastern gamagrass (*Tripsacum dactyloides* L.) and maize-*Tripsacum* hybrids // Genetica. 1996. Vol. 36. P. 1108—1113.
Koltunow A. M., Johnson S. D., Bicknell R. A. Sexual and apomictic development in *Hieracium* // Sex. Pl. Reprod. 1998. Vol. 11. N 4. P. 213—230.
Koltunow A. M., Johnson S. D., Bicknell R. A. Apomixis is not developmentally conserved in related, genetically characterized *Hieracium* plants of varying ploidy // Sex. Pl. Reprod. 1999. Vol. 12. N 5. P. 253—260.
Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass, *Poa pratensis* L. // Euphytica. 1996. Vol. 92. P. 13—19.
Mogie M., Ford H. Sexual and asexual *Taraxacum* species // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 35. P. 155—168.
Richards A. J. Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum* // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 761—774.
Rousi A., Huttunen H., Hyrkas-Lyytikainen K. Chromosome and reproductive behavior of finnish *Taraxacum* agamospecies // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. N 2. P. 127—141.
Savidan Y. Les promesses de l'apomixis // ORSTOM Actual. 1995. N 47. P. 2—7.
Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1971. Vol. 14. N 2. P. 139—152.

SUMMARY

Seed productivity of populations of *Pilosella*, *Taraxacum*, *Hieracium* and *Chondrilla* was studied. Data for apomictic and sexual populations under different flowering regimes and under different environmental conditions were compared.

УДК 582.693 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© К. К. Вилконис

ALDROVANDA VESICULOSA (*DROSERACEAE*) В ЛИТВЕ

K. K. VILKONIS. *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*) IN LITHUANIA

Шяуляйский университет
ул. Vytauto 67-62, LT-5400 Šiauliai, Литовская Республика
E-mail: k.v@osf.su.lt
Поступила 14.02.2003

В Литве *Aldrovanda vesiculosa* была единственный раз найдена в оз. Диснай (Игналинский р-н) в 1955 г. Позже все попытки обнаружить это растение были неудачны, и этот вид был приписан к группе исчезнувших видов. В 2001 г. новое место произрастания *Aldrovanda vesiculosa* было найдено в оз. Ружас (Игналинский р-н). Это растение обитает в мелком заливе и формирует пояс приблизительно 600 м по периметру берега. Предложено оз. Ружас объявить ботаническим заповедником. До настоящего времени считалось, что альдрованда пузырчатая в Литве была найдена вне границ своей среды обитания. Теперь область распространенности вида, возможно, должна быть пересмотрена.
Ключевые слова: *Droseraceae*, *Aldrovanda vesiculosa*, биология, Красная книга, Литва.

Представитель семейства росянковых — альдрованда пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa* L.), является зеленым маленьким водным свободно плавающим насекомоядным растением. Несмотря на то что область ее распространения очень большая, охватывающая Скандинавию, Центральную и Атлантическую Европу, Балканы, Дальний Восток, Малую и Центральную Азию, Индию, Японию, Центральную Африку и Австралию (Pipinys, 1961), во многих странах это растение является очень редким, находящимся под защитой, а в некоторых местах является уже вымершим видом или

находится на грани исчезновения. Альдрованда пузырчатая уже не встречается в Эстонии, Латвии, Финляндии, Дании и Нидерландах. Вид считается исчезнувшим в Швейцарии и Австрии. В России, Польше, Германии и Словакии — это очень редкое, включенное в Красные книги, охраняемое растение (Sinkevičienė, 1992). Альдрованда пузырчатая как вид, находящийся на грани исчезновения во всей Европе и нуждающийся в выделении для охраны специальных территорий, включена во второе приложение Директивы местообитаний Европейского Союза (European Union Habitats Directive (92/43/EEC, Annex II)).

Впервые альдрованду пузырчатую в Литве обнаружила И. Шаркинене на оз. Диснай (окраина Игналинского р-на) в 1955 г. Но после этого в Литве в течение долгих лет альдрованды больше уже не находили, и она была отнесена в Красной книге к нулевой категории как исчезнувший вид. Более поздние попытки ботаников вплоть до начала XXI столетия найти это растение в большом оз. Диснай были напрасны. Весьма вероятно, что в этом озере вид является исчезнувшим. Только спустя 46 лет 17 июля 2001 г. альдрованда пузырчатая была найдена на оз. Ружас (Игналинский р-н), находящемся в нескольких километрах от оз. Диснай. Популяция вида была обнаружена в северной части озера (55°30´с. ш. и 25°28´в. д.), в болотистом водном заливе, с множеством растений. Залив занимает приблизительно площадь в 1 га и переходит в ручей, который соединяет 2 озера — Ружас и Жилмас. Растения обитали по краям залива, формируя полосу длиной 300 м. Большинство из них росло в болотистой прибрежной полосе. Ни одного цветущего растения не было замечено. При посещении этого места обитания 19 сентября 2001 г. альдрованда пузырчатая была все еще зеленая, но уже имела сформированные зимующие почки. Цветущих растений найти тогда также не удалось (Obelevičius, 2001).

При исследовании видового состава водных растений в оз. Ружас пользовались обыкновенной деревянной лодкой. Поверхностные растения были взяты вручную, а из более глубоких мест — специальным рыболовным сачком.

Более полно место обитания альдрованды было исследовано 14 августа 2002 г. На этот раз мы сумели проникнуть в труднодоступные заливы. Была исследована еще одна область ручья с небольшими заливами (бухтами), площадью около 1 га и по периметру берега еще около 300 м. В некоторых бухтах альдрованда пузырчатая преобладала, множество особей этого вида было даже в открытых водах, и лодка с трудом перемещалась среди растений альдрованды, густо покрывающих водную поверхность.

Во всех небольших заливах ручья, так же как в его более широких местах и в большом заливе, вода прозрачная и неглубокая. Почти вся водная поверхность покрыта листьями водных растений. Наиболее многочисленны здесь виды — *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Potamogeton lucens* L. и *Myriophyllum spicatum* L. Менее многочисленны — *Potamogeton natans* L. и *Nymphaea candida* J. et C . Presl. Редко встречается *Utricularia minor* L., местами имеются подводные заросли *Stratiotes aloides* L. В прибрежной воде растут *Hydrocharis morsus-ranae* L. и *Utricularia vulgaris* L. Заливы и места рядом с берегом болотистые. В травяном покрове берегов кроме *Carex* sp. преобладают *Typha angustifolia* L., *Thelypteris palustris* Schott., *Menyanthes trifoliata* L., более редки — *Ranunculus lingua* L., *Cicuta virosa* L., *Lythrum salicaria* L., *Scutellaria galericulata* L., *Potentilla palustris* (L.) Scop., *Cardamine hirsuta* L., *Peucedanum palustre* (L.) Moench., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.

В восточной части залива оз. Ружас обнаружено еще одно редкое в Литве растение — тростянка овсяничная (*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link.), которая особенно многочисленна в северо-восточной его части, рядом с дер. Вилнокай. Здесь этот вид растет 4—5-метровой полосой среди *Typha latifolia* L. и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Альдрованда пузырчатая семенами возобновляется редко. Возможно, она совсем не цветет (Tabaka et al., 1993). В обнаруженном нами в Литве местонахождении альдрованды пузырчатой даже в условиях самого жаркого и влажного лета 2001 г. (средняя температура летних месяцев местности была 17.6 °C, а общее количество осадков 256.1 мм) не было найдено цветущих растений. В самое жаркое и сухое лето 2002 г.

(средняя температура летних месяцев 18.4 °C, а общее количество осадков 189.6 мм) также не было обнаружено цветков. В Литве альдрованда пузырчатая хорошо размножается вегетативно. С наступлением осенних холодов на концах ее веточек образуются зимующие почки, состоящие из плотно прижатых друг к другу зачатков листьев. Отделившись от растения, эти почки падают на дно и там перезимовывают (Денисова, 1981). В оз. Ружас семена или даже легкие цепкие стебли альдрованды могли быть занесены из более теплых бассейнов перелетными птицами.

В 1996 г. Литва ратифицировала Европейское соглашение охраны дикой природы (Бернское Соглашение), где альдрованда пузырчатая находится в списке видов международного значения, особо нуждающихся в защите.

Надеемся, что статус альдрованды пузырчатой будет изменен в Красной книге Литвы: из нулевой категории она будет перемещена в первую категорию, а оз. Ружас будет объявлено ботаническим заповедником.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность биологу, директору средней школы С. Обълявичусу, сопутствовавшему мне во многих экспедициях и, в частности в той, которая закончилась описываемой находкой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Денисова Г. А. Семейство росянковые (*Droseraceae*) / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. С. 174—175.

Baškytė R., Mierauskas P., Virbickas J. Aplinkosauginiai regionai / Ed. by D. Sverdiolienė. Lietuvos Respublikos biologinės ivairoves išsaugojimo strategija ir veiksmų planas. Vilnius, 1997. P. 98—101.

Obelevičius S. Pūslėtoji aldrūnė Lietuvojė // Botanica Lithuanica. 2001. 7 (4). P. 385—386.

Pipinys J. Aldrūnė — *Aldrovanda* Monti. / Ed. by M. Natkevičaitė-Ivanauskienė. Lietuvos TSR flora. Vilnius, 1961. Vol. 3. P. 591—592.

Sinkevičienė Z. Pūsletoji aldrūnė / Ed. by K. Balevičius. Lietuvos raudonoji knyga. Vilnius, 1992. P. 187—188.

Tabaka L., Masing V., Jankevičienė R. Aldrovanda L. / Ed. by L. Laasimer, V. Kuusk, L. Tabaka, A. Lekavičius. Flora of the Baltic Countries. Tartu, 1993. Vol. 1. P. 344.

SUMMARY

Aldrovanda vesiculosa L. was once found in Lithuania in the Lake of Dysnai (Ignalina district, north-eastern Lithuania) in 1955. Afterwards, all attempts to find the species were unsuccessful, and it was ascribed to the group if extinct species. A new locality of *A. vesiculosa* was found in 2001 in the Lake of Rūžas (Ignalina district). The plant occurs in a shallow bay and forms a belt of about 600 m long. The status of a botanical reserve is proposed for the Lake of Rūžas. Until now, *A. vesiculosa* was assumed to occur in Lithuania outside the boundaries of its range. Now the range of the species distribution should be probably revised.

УДК 581.524.32 : 582.475.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© О. В. Лавриненко, И. А. Лавриненко

ОСТРОВНЫЕ ЕЛЬНИКИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР

O. V. LAVRINENKO, I. A. LAVRINENKO. SPRUCE ISLANDS OF THE EAST EUROPEAN TUNDRA

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: lavrinenkoo@ib.komisc.ru
Поступила 02.06.2002

Обобщены взгляды ботаников XIX—XX вв. на динамику границ экотона тайга—тундра. Рассмотрены вопросы изменения северной границы распространения *Picea obovata* в голоцене и показано, что изоляция еловых островов от основного ареала связана с изменениями климата в суббореальный период. Сообщается о местоположении 29 островных ельников на территории восточно-европейских тундр. Показано, что в реликтовых еловых островах группы деревьев представляют собой клоны, образовавшиеся путем вегетативного размножения. Изучена ценофлора высших растений и лишайников изолированных тундровых ельников. Отмечено, что некоторые таежные виды растений и многие виды эпифитных и эпиксильных лишайников сохранились на территории тундры вместе с елью со времен голоцена. Сделано предположение, что при потеплении климата лес будет наступать на тундру не только за счет продвижения северной границы, но и за счет расширения площади рефугиумов *P. obovata*, существующих на территории тундры. При этом вместе с елью в тундровые фитоценозы будут распространяться многие бореальные виды растений.
Ключевые слова: реликтовые еловые острова, восточно-европейские тундры, флора.

Северная граница леса и дискуссия о ее динамике в ботанической литературе. Ф. В. Самбук и А. А. Дедов (1934), рассматривая вопрос подзонального деления Припечорских тундр, определили лесотундру как особую переходную подзону со смешанным характером растительности, расположенную непосредственно у южной границы тундры и составляющую переходную ступень от сплошных лесных массивов к южной (ерниковой) подзоне типичной тундры. Северную границу лесотундры авторы предложили провести на уровне крайних лесных островов, сопровождающих берега рек, но по своему положению еще не потерявших связи с лесотундрой. При этом они указывали на существование изолированных лесных островов далеко за пределами лесотундры, в глубине тундры и отмечали их на карте отдельно.

На северо-востоке Европейской части России северная граница леса сформирована елью сибирской (*Picea obovata*[1]). Географические границы сплошного распространения ели и отдельных еловых островов с обозначением их на картах Малоземельской и Большеземельской тундр приведены в работах Г. И. Танфильева (1911), А. А. Григорьева (1924), Ф. В. Самбука и А. А. Дедова (1934) и более подробно — Ю. П. Юдина (1954). Северная граница лесотундры на большей части восточно-европейских тундр проходит около 67°30′ с. ш., делая небольшой изгиб к северу на территории правобережья р. Печора и опускаясь к югу до 67°10′ с. ш. на востоке Большеземельской тундры. К северу от описанной границы расположено довольно много изолированных от основного ареала островков и групп ели, часто заходящих за 68° с. ш. Например, в Малоземельской тундре — сопка Обседе (68°05′ с. ш., 51°45′ в. д.), изба Три бугра (68°02′ с. ш., 53° в. д.), в Большеземельской тундре — гряда Надырхой (68°10′ с. ш., 57°50′ в. д.), левый берег р. Коротаихи (68°05′ с. ш., 63° в. д.) и др.

Вопросы динамики северной границы леса периодически дискутировались в отечественной ботанической литературе на протяжении последних 150 лет, начиная с опубликования еще в 1855 г. немецким ботаником А. Г. Шренком материалов своей экспедиции по крайнему северо-востоку Европейской России. И если в XIX—самом начале XX вв. преобладала точка зрения наступления тундры на лес, то начиная с 20—30-х гг. XX в. авторы все больше стали говорить о продвижении границы леса к

[1] Латинские названия видов сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995), лишайников — по сводке R. Santesson (1993), за некоторым исключением, мхов — по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992).

северу. Г. И. Танфильев (1911), используя собственные материалы и обобщив взгляды предшествующих исследователей (А. Ф. Миддендорф, С. Соммье, А. Г. Шренк, Ф. Шмидт, Р. Поле, Н. Я. Озерецковский и др.), показал угнетенное состояние и гибель лесных опушек, что позволило ему безоговорочно признавать отступление северной границы леса к югу. На протяжении всей своей деятельности таких же взглядов придерживался Б. Н. Городков (1932, 1935). Напротив, В. Н. Андреевым (1956) были обобщены взгляды сторонников смещения границы леса к северу (А. В. Журавский, В. Р. Вильямс, Л. Н. Тюлина, В. С. Говорухин, Б. А. Тихомиров, С. Регель и др.), ему удалось сопоставить данные о положении современной границы леса и лесных островов в тундре с их положением и состоянием в прошлом (по материалам исследований А. Г. Шренка, посетившего в 1837 г. восточно-европейские тундры, Г. И. Танфильева, проехавшего в 1892 г. через Тиманскую и Малоземельскую тундры, Р. Поле, изучавшего в 1898 г. растительность п-ова Канин, и Н. П. Жилякова, обследовавшего Тиманскую тундру в 1890 г.). В. Н. Андреев показал, что в тех местах, где древесная растительность была отмечена 50—115 л. н., она прочно удерживает свои позиции, а большинство крайнесеверных лесных островков, находившихся ранее в угнетенном состоянии, увеличили занимаемые площади, более того появились новые лесные островки на месте заведомо безлесных тундровых участков.

О том, что за последние столетия ель продвинулась на север по долинам рек, текущих в этом направлении, мы можем судить, сопоставив описания ландшафта, увиденного А. Г. Шренком в его экспедиции по Большеземельской тундре в 1837 г., с современной картиной. Так, в устье р. Сандивей (левый приток р. Колва) Шренк отметил лишь несколько кривых и засохших елей, а на всем пространстве кругом была тундра (Шренк, 1855 : 243). В настоящее время, спустя 165 лет, эта территория относится к полосе лесотундры, где не только по берегам рек распространены участки елового леса, но и на водоразделах отдельные деревья проникают в тундровые фитоценозы.

Происхождение реликтовых лесных островов в связи с изменениями климата в голоцене. К настоящему времени наиболее известным изолированным ельником является лесной остров в среднем течении р. Море-Ю в Большеземельской тундре (67°50′ с. ш.), флора которого была изучена А. И. Толмачевым и С. А. Токаревских (1968) и дополнена А. А. Кустышевой (1999). Кроме того, имеются указания на существование реликтовых островков ели в других районах. Так, В. Г. Сергиенко (1987) изучал флору северного лесного острова на п-ове Канин, А. Н. Кулиев и В. В. Морозов (1988) описали реликтовые еловые острова на западном макросклоне Урала. В этих и других (Гитерман и др., 1970; Белорусова и др., 1987; Мочалова, 1996) работах в той или иной мере затрагиваются вопросы происхождения реликтовых лесных островов в связи с изменениями климата и границ природных зон в четвертичный период, которые происходили синхронно на всей территории России.

В настоящее время установлено, что поздневалдайский покровный ледник из Новоземельского центра оледенения имел более ограниченное распространение, чем было принято считать ранее. На территории Печорской низменности он небольшими языками заходил в долину р. Шапкина, перекрывал верхнее течение р. Колва и не распространялся южнее (Гуслицер и др., 1985; Андреичева, 2002). Согласно палинологическим и палеоботаническим данным, в течение Валдайского оледенения (25—16.5 тыс. л. н.) ель сохранялась в рефугиумах Уральских гор и вблизи них. Быстрая экспансия ели на территории восточной Европы имела место в позднеледниковье (аллерёд, 11.8—11 тыс. л. н.) и начале голоцена (предбореальный период, 10.3—9.2 тыс. л. н.) (Девятова, 1969; Плешивцева, 1973; Арсланов и др., 1987; Кременецкий и др., 1996). Смещение границ леса на север являлось отражением многих дополняющих друг друга факторов. В этот период происходили повышение уровня инсоляции, исчезновение ледников в Евразии, сокращение ледяного покрова северных морей, увеличение площади суши в связи с понижением уровня океана, проникновение в Арктику теплых вод северной Атлантики (MacDonald et al., 2000), глубокое протаивание (до 80—150 м) или полное исчезновение мерзлоты (Shpolyanskaya, 1997). Согласно И. И. Борзенковой (1992), наиболее высокие температуры воздуха в течение

последних 20 тыс. лет были в начале бореального периода (9.2—8.9 тыс. л. н.). В период максимального проникновения древесных пород на север средняя температура июля вдоль береговой линии была на 2.5—7.0 °С выше современной (MacDonald et al., 2000). В течение атлантического времени голоцена (8—5 тыс. л. н.) ель росла на большей части восточно-европейских тундр, и к позднеатлантическому времени зона типичной тундры исчезла на европейской территории России (Зубаков, Борзенкова, 1983; Величко, 2002). Так, согласно палинологическим данным, в среднем и нижнем отрезках р. Шапкина на месте современной тундры и лесотундры была развита средне- и южнотаежная растительность (ель, сибирский кедр, береза высокоствольная, ольха, пихта), в спектрах присутствует пыльца широколиственных деревьев (лещины, дуба и вяза), а пыльца карликовой березы и ольховника отсутствует (Гуслицер и др., 1985). В торфе раннеатлантического возраста в бассейне р. Большая Роговая палинологический комплекс указывает на смену березовых лесов еловыми лесами с березой и единичными широколиственными породами (вязом и липой) (Марченко, Дурягина, 1996). Согласно данным радиоуглеродного анализа, возраст ископаемой древесины из бассейна р. Море-Ю (67°52′ с. ш., 60°05′ в. д.) достигал 7 тыс. лет (Кременецкий и др., 1996). Возраст ископаемых остатков ели и лиственницы в бассейне р. Печора (67°58′ с. ш., 51°35′ в. д.) соответствовал интервалу 9—4 тыс. лет (MacDonald et al., 2000).

Максимальное продвижение границы леса к северу соответствует 500—600 км на Таймыре (Белорусова и др., 1987) и 200—400 км в Западной Сибири, где северная граница распространения хвойных достигала 71°30′ с. ш. (Хантемиров, Шиятов, 1999). На территории восточно-европейских тундр в послеледниковое время древесная растительность произрастала, по-видимому, также на 200—400 км севернее, чем в настоящее время. Следует заметить, что 9 тыс. л. н. береговая линия располагалась примерно на 150 км севернее современного положения из-за глобальной депрессии уровня океана (MacDonald et al., 2000).

Начало суббореального периода голоцена (5—4.5 тыс. л. н.) характеризовалось увеличением нестабильности климата и понижением глобальной температуры. Отступление леса в Евразии совпало с уменьшением инсоляции, похолоданием арктических вод и, возможно, с экспансией морских льдов и оледенением (MacDonald et al., 2000). В течение этого периода имели место пять похолоданий, когда температура в высоких широтах понижалась на 2—3 °С, и пять небольших потеплений, когда летние температуры были выше современных на 1—2 °С (Борзенкова, 1992). Условия для существования ели на северном пределе ее распространения ухудшились. Именно в суббореальный период голоцена произошел наиболее резкий сдвиг границы распространения хвойных деревьев к югу до ее современного положения. Однако на территории тундры изолированные популяции ели сохранились в рефугиумах, т. е. защищенных местах с наиболее благоприятными микроклиматическими и почвенно-грунтовыми условиями. Таким образом, изоляция островов от основного ареала ели связана, по-видимому, с изменениями климата именно в суббореальный период голоцена.

На наш взгляд, существование ели на территории восточно-европейских тундр в течение субатлантического (2.3 тыс.—200 л. н.) и современного времени можно образно представить в виде локальных очагов, уменьшающих или увеличивающих свою площадь в зависимости от изменений климата. В периоды потеплений происходило расселение ели из рефугиумов в тундровые сообщества. Так, по данным С. Г. Шиятова (1981) и Б. Л. Берри и др. (1983), сухой и теплый климат, имевший место в XI—XIII вв. (малый климатический оптимум), способствовал самой значительной за последнюю 1000 лет экспансии древесной растительности. В конце XIII в. в связи с начавшимся долговременным похолоданием и увлажнением климата началась деградация древесной растительности. В конце XIV в. и почти в течение всего XV в. наблюдалось отступление полярной границы леса. В XVI в. условия были благоприятными для произрастания древесной растительности, однако в первой половине XVII в. наступило очень сильное и длительное похолодание, которое привело к гибели не только старых, но и молодых деревьев, поселившихся в тундровых сообществах. Вторая

половина XVII в. и почти весь XVIII в. были сравнительно благоприятными для произрастания и возобновления древесной растительности. Последний холодный период, который вызвал деградацию лесной растительности, наблюдался во второй половине XIX—начале XX в. По-видимому, этим периодом завершился длительный процесс деградации древесной растительности, который начался в конце XIII в. и продолжался около 600 лет. С 10—20-х годов прошлого столетия начался новый этап экспансии древесной растительности дальше на север, связанный с современным потеплением климата, который продолжается вплоть до настоящего времени. Кратковременное похолодание климата, имевшее место в 1940-х годах, привело лишь к незначительному изреживанию древостоев в нижнем течении р. Печора (Шиятов, 1976).

За последнее тысячелетие наибольшее потепление было зарегистрировано в XX в., когда глобальная температура воздуха у поверхности земли увеличилась в среднем на 0.6 °С (Израэль и др., 2001). Оно способствовало не только смещению границы ареала ели сибирской на север, в частности, как было сказано выше, и продвижению ее по долинам тундровых рек, текущих в меридиональном направлении, но и увеличению площади островных ельников на территории тундры. Сопоставив наши данные с материалами экспедиции А. Г. Шренка, мы можем утверждать, что за последние 165 лет произошло расширение площади еловых островов в тундре. Так, маршрут А. Г. Шренка проходил через верховья р. Северная, которая пересекает то же самое песчаное плато, что и р. Ортина, только чуть южнее (67°40′ с. ш., 51°00′ в. д.). Он писал: «В широкой, плоской долине р. Северная мы встретили первую лесную оазу ... из нескольких низеньких, искривленных и жалких елок» (Шренк, 1855 : 496—497). В настоящее время как в бассейне р. Северная, так и в бассейне р. Ортина отдельные еловые острова, приуроченные в основном к средней пойме или высоким надпойменным террасам, занимают площадь до нескольких тысяч кв. метров. В бассейне р. Море-Ю реликтовый ельник существовал и при Шренке. В книге он упоминает искривленный еловый лес Хабидепадара, который в то время был сильно вырублен (там же: 277). В настоящее время в бассейне р. Море-Ю существует несколько еловых островов большой площади, расположенных на песчаных склонах старого и нового русла реки, и, кроме того, имеют место небольшие еловые островки, приуроченные к водоразделам.

Характеристика района исследований

Обширная Печорская низменность, западная часть которой называется Малоземельской тундрой, а восточная — Большеземельской, представляет собой равнину с неровной поверхностью, покрытую четвертичными отложениями и имеющую общий уклон в сторону Баренцева моря. Низменные пространства Малоземельской тундры чередуются с моренными грядами — мусюрами, местами образующими значительные массивы всхолмлений, наиболее крупным из которых является Ненецкая гряда. Территория Большеземельской тундры представляет собой холмистую равнину, прорезанную густой сетью речных систем, также с многочисленными моренными грядами и холмами. В ряде мест грядово-моренный рельеф сменяется мелкосопочниковым. Преобладают тундровые и болотные почвы. Основными почвообразующими породами служат моренные суглинки, супеси и пески, перекрывающие сплошным чехлом древние коренные породы. Значительные площади заняты флювиогляциальными и морскими песками, супесями и глинами. Климат арктический, морской на побережье, с увеличением континентальности в глубь материка и в направлении с запада на восток. Он отличается суровостью, холодной продолжительной зимой — до 180 дней на западе и до 230 на востоке. Для этого периода характерны низкие температуры, резко отрицательный радиационный баланс, высокая относительная влажность воздуха, сильные и холодные ветры, ограниченность светового дня (полярная ночь). В юго-западной части смягчающее действие оказывают воздушные массы, приходящие из Атлантики, поэтому среднегодовая температура воздуха здесь колеблется от –1 до –4 °С, а в северо-восточной части — от –4 до –9 °С. Самым холодным месяцем на за-

паде является январь со среднемесячной температурой –12 °C, на побережье и на востоке — февраль (–22 °C). Летом заметное изменение в температурном режиме прослеживается в направлении с севера на юг. Так, средняя температура июля (самого теплого месяца на побережье) изменяется от +6 °C на севере до +13 °C на юге. Режим увлажнения характеризуется большим количеством осадков, относительно умеренными величинами испарения, высокой влажностью воздуха и почвы и большой облачностью. Близость морей, наличие многочисленных водоемов и особенно болот способствуют высокой влажности воздуха. Сочетание всех этих факторов определяет положение рассматриваемого региона в зоне избыточного увлажнения. Годовое количество осадков убывает с юга на север от 500 до 360 мм. Число дней с осадками колеблется от 175 до 215 в год. Максимальное количество (около 70 % от годовой суммы) выпадает в теплый период (обычно в августе). Ветровой режим формируется под влиянием циклонической деятельности. В холодное время года преобладают южные и юго-западные ветры, летом — северные и северо-восточные.

Материал и методика

Целью настоящего исследования было установление новых местонахождений изолированных еловых островов на территории восточно-европейских тундр и изучение их структуры и флоры.

Геоботанические описания были выполнены в каждом островном ельнике на пробных площадях размером 20 × 20 м². Учитывали такие показатели среды, как мезо-, микро- и нанорельеф, экспозицию и крутизну склона. Выполняли описания почвенных разрезов и прикопок. В пределах заложенных площадей выявляли все виды цветковых растений, мхов и напочвенных лишайников в широком смысле, т. е. не только видов, обитающих на голом грунте (эпигеиды), но и поселяющихся среди мхов, на мхах (эпибриофиты), криптогамных корочках, гниющих пнях и поваленных стволах ели (эпиксилы). Фиксировали все виды лишайников-эпифитов, обитающих на обнаженной древесине, коре веточек и стволов ели (на высоте до 2.5 м). Для оценки участия видов в покрове использовали шкалу обилия-встречаемости Браун-Бланке. Оценивали проективное покрытие растительного покрова в целом, по основным жизненным формам (деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи и лишайники) и для массовых видов (в процентах). Измеряли такие количественные показатели, как высота и диаметр стволов (на высоте 0.5 м) у 10—20 случайно выбранных на пробной площади деревьев ели. У измеренных деревьев с помощью возрастного бурава брали керны для определения возраста.

Гербарные образцы высших растений и лишайников хранятся в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO), часть коллекции лишайников передана в Гербарий Отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Результаты и обсуждение

Особенности структуры еловых островов на территории восточно-европейских тундр. К настоящему времени на территории Большеземельской и Малоземельской тундр нами обнаружено 29 островных местонахождений ельников, изолированных от основного ареала *Picea obovata*. Они распространены на обширной территории в бассейнах рек Ортина (доходят до 67°57′ с. ш.), Море-Ю (до 67°55′ с. ш.) и Нерута (до 68°00′ с. ш.). Наиболее северный еловый остров обнаружен нами на мысе Болванский (68°17′ с. ш.) (рис. 1, табл. 1). Названные реки объединяет то, что они текут с юга на север через плато, сложенное мощной толщей песков, отложенных бореальной морской трансгрессией, имевшей место в Микулинское межледниковье. Около 120 тыс. л. н. тепловодное бореальное море проникало в бассейн р. Печора на 500 км (Развитие

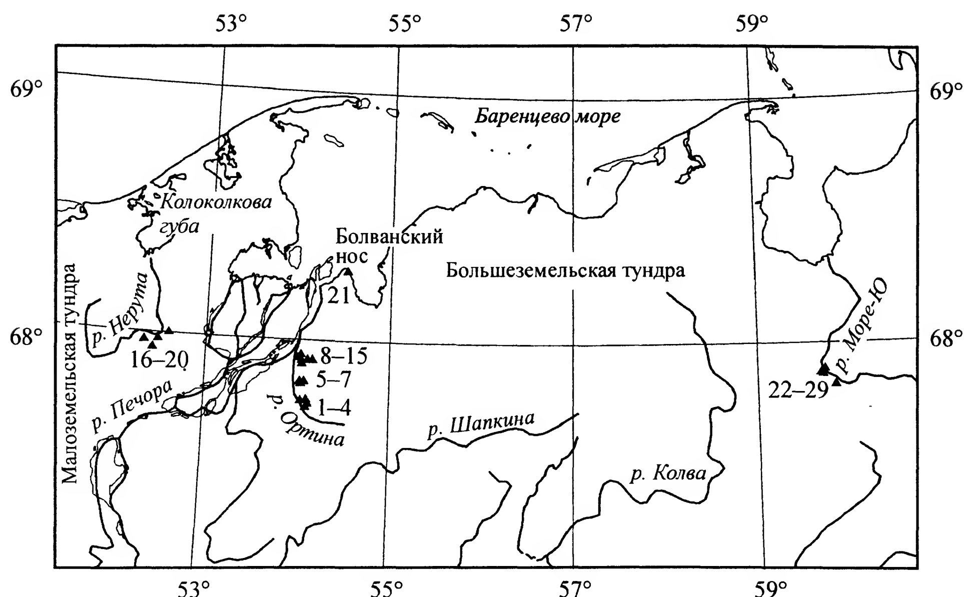


Рис. 1. Картосхема северо-востока европейской части России.

Треугольниками показано местоположение островных ельников, изолированных от основного ареала *Picea obovata*. Цифры соответствуют номерам еловых островов в табл. 1.

ландшафтов..., 1993). Абсолютное господство в этих районах песков, хорошо дренируемых и легко прогревающихся, является одним из основных экологических факторов, определяющих сохранение здесь реликтовых еловых островов. Кроме того, районы характеризуются холмисто-увалистым или рассеченным рельефом, и, следовательно, наличием склонов, дающих укрытие от холодных ветров.

Анализ наших данных позволяет утверждать, что на самом северном пределе своего распространения в настоящее время ель сибирская существует как в форме небольших островков, занимающих прежнее положение в рельефе со времен голоцена, так и в виде современных еловых редколесий, оккупировавших наиболее благоприятные местообитания в тундре в течение последних столетий. Такие признаки, как местоположение, внешний облик, особенности размножения, форма роста ели и другие, позволяют отличить реликтовые еловые останцы от ельников, распространившихся в современное время (табл. 2).

Различия в типе размножения, имеющие место в реликтовых и современных еловых островах, обусловливают различия в форме их роста. Современные еловые редколесья, распространенные в долинах тундровых рек Ортина и Море-Ю, по структуре древостоя подобны ельникам лесотундры. Средняя высота стволов составила 12.4 м, диаметр — 27.2 см. Возраст деревьев достигал 150 лет и более. Так, возраст ели, растущей в лесном острове Море-Ю, при высоте 11 м и диаметре 24.5 см равнялся 225 годам. Для таких ельников характерно преимущественно семенное возобновление, о чем говорит наличие проростков и разновозрастного подроста. Однако следует отметить, что, несмотря на обилие шишек, семена в тундровых ельниках вызревают редко (по данным некоторых авторов, раз в десятилетие). Благоприятными для семенного возобновления ели в тундре были периоды в начале 1920-х, 1950-е (Карев, 1956; Тихомиров, 1962) и наиболее теплые 1990-е годы.

Реликтовые еловые острова представляют собой сближенные группы тонкоствольных деревьев, которые приурочены к возвышенным элементам рельефа (буграм) на песчаных обнажениях (яреях). Яреи в настоящее время широко распространены на водоразделах в бассейнах рек Море-Ю, Нерута и особенно Ортина. Наличие бугров с произрастающими на них еловыми островками позволяет утверждать, что в прошлом

ТАБЛИЦА 1

Местонахождение еловых островов на территории восточно-европейских тундр

Район исследований	Год исследований	№ на схеме	GPS координаты		Местоположение ельника
			широта	долгота	
Бассейн р. Ортина	1996	1	67°44′17.6″	54°07′11.1″	В долине реки
		2	67°45′57.9″	54°07′01.8″	Там же
		3	67°45′37.7″	54°03′11.2″	» »
		4	67°44′46.6″	54°07′46.0″	На водоразделе
	1999	5	67°50′25.2″	54°04′46.7″	Там же
		6	67°50′24.0″	54°02′42.4″	» »
		7	67°49′46.0″	54°03′01.6″	В долине реки
	2000	8	67°56′21.3″	54°02′26.0″	На водоразделе
		9	67°55′51.8″	54°01′42.9″	В долине реки
		10	67°55′23.0″	54°03′02.0″	На водоразделе
		11	67°54′37.4″	54°03′12.2″	Там же
		12	67°56′05.2″	54°02′21.0″	» »
		13	67°55′25.6″	54°07′40.5″	» »
		14	67°55′26.4″	54°07′45.8″	» »
		15	67°55′32.6″	54°10′35.5″	» »
Бассейн р. Нерута	2000	16	67°58′20.8″	52°20′06.3″	» »
		17	67°58′16.4″	52°19′23.4″	» »
		18	67°56′52.3″	52°25′15.2″	» »
		19	67°58′48.2″	52°28′16.0″	» »
		20	68°00′22.5″	52°35′32.3″	» »
Мыс Болванский	2000	21	68°17′19.2″	54°30′39.8″	У подножия сопки
Бассейн р. Море-Ю	2001	22	67°53′13.9″	59°44′08.3″	На водоразделе
		23	67°53′14.7″	59°43′35.4″	Там же
		24	67°53′19.9″	59°41′25.2″	» »
		25	67°50′19.3″	59°50′36.4″	Вдоль старого русла реки
		26	67°54′23.0″	59°44′41.0″	На водоразделе
		27	67°54′30.4″	59°44′16.1″	Там же
		28	67°53′01.3″	59°42′15.9″	» »
		29	67°53′32.5″	59°42′27.8″	» »

на месте обширных песчаных обнажений существовали мезохолмы дс 10 м выс. В благоприятные периоды голоцена такие холмы были облесены, о чем свидетельствует наличие погребенного подзолистого горизонта под еловыми останцами на глубине 0.5—1 м. Наличие останцов является результатом двух одновременно происходящих процессов — выдувания песка с открытых мест яреев и его аккумуляции между тесно расположенными на буграх деревцами (рис. 2). Постоянное засыпание нижних веток ели песком способствовало их укоренению, наиболее сильные ветки начинали расти вверх, становясь стволами. Тонкие стволы на поверхности бугра есть не что иное, как бывшие ветки одного материнского дерева, чей первичный ствол отмер, а нижние ветки, укоренившись, взяли на себя его функцию (рис. 3). Такие деревца, часто имеющие юбочную форму роста, объединены общей корневой системой. Возраст отдельных стволов диаметром 4.5—6 см достигает 60—70 лет, возраст деревца высотой 2 м и диаметром 12 см составил 98 лет. Тогда как возраст всей группы, объединенной общей корневой системой, может, по-видимому, достигать нескольких сотен лет. Для ели в наиболее северных островках бассейнов рек Нерута и Море-Ю часто характерна стланиковая форма роста.

ТАБЛИЦА 2

Различия между реликтовыми и современными еловыми островами в тундре

Признаки	Реликтовые еловые островки	Современные еловые сообщества
Положение в рельефе	На песчаных буграх 4—10 м выс., приуроченных к центральным или периферическим частям песчаных обнажений на водоразделах	На хорошо дренируемых и прогреваемых склонах в долинах рек и ручьев, обеспечивающих более мягкий микроклимат
Площадь	Десятки—сотни кв. метров	Тысячи кв. метров
Тип почвы	Песчаные	Пойменный аллювий
Почвенный профиль	Двухъярусный профиль — современный и погребенный с погребенным подзолистым горизонтом, происхождение которого связано с еловыми лесами в период голоцена	Только современный профиль
Размножение	Преимущественно вегетативным путем. Образование новых деревьев происходит за счет укоренения нижних ветвей и от корней материнского дерева. Это клоны	Преимущественно семенным путем
Наличие проростков и подроста	Отсутствуют	Присутствуют здоровые проростки и подрост
Средняя высота деревьев	2.5 ± 0.1 м (C_v^* = 45.9 %)	12.4 ± 1.25 м (C_v = 43.9 %)
Средний диаметр стволов	7.7 ± 0.4 см (C_v = 43.3 %)	27.2 ± 2.6 см (C_v = 41.5 %)
Форма роста	Тесно сближенные группы деревьев — расстояние между ними в среднем 0.5 м. «Юбочная» форма роста, часто с узкой усыхающей вершиной. Ветки сухие или их полное отсутствие выше уровня снежного покрова. Отмечены стелющаяся (стланик) и карликовая (бансай) формы роста	Прямые отдельно стоящие деревья. Живые ветки распределены по стволу равномерно. Расстояние между деревьями 3—5 м
Возраст деревьев	Возраст отдельных стволов (диаметром 4.5—6 см) в группе составляет 60—70 лет. Возраст клона, вероятно, достигает несколько сотен лет	Возраст деревьев (диаметром 17—20 см) составляет 100—150 и более лет
Будущее	По-видимому, исчезнут с разрушением бугров	Будут расширять свою площадь

Примечание. *C_v — коэффициент вариации.

Таким образом, реликтовые еловые островки представляют собой клоны, образовавшиеся путем вегетативного размножения. На способность *Picea obovata* размножаться путем укоренения нижних ветвей указывали ранее Ф. В. Самбук и А. А. Дедов (1934). Существование клонов у *P. glauca* и *P. mariana* на самом северном пределе распространения в Канаде отмечали J. A. Larsen (1974: цит. по Nichols, 1976) и H. Nichols (1976).

Ценофлора еловых островов. Для большинства типичных бореальных лесных таксонов экотон тайга—тундра является непреодолимым рубежом. Однако некоторые из них локальными популяциями все же заходят в южные и даже типичные тундры. Такому глубокому проникновению бореальных видов в тундровую зону способствует, в частности, существование изолированных лесных островов среди тундры. А. И. Толмачев и С. А. Токаревских (1968), изучив флору лесного острова Море-Ю, обратили внимание на наличие там типично таежных видов *Moneses uniflora* и *Orthilia secunda*,

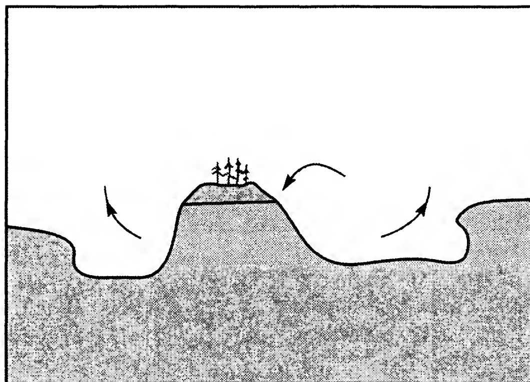


Рис. 2. Схематическое изображение двух, происходивших одновременно, процессов — выдувания песка с открытых мест яреев и его аккумуляции между деревцами на буграх.

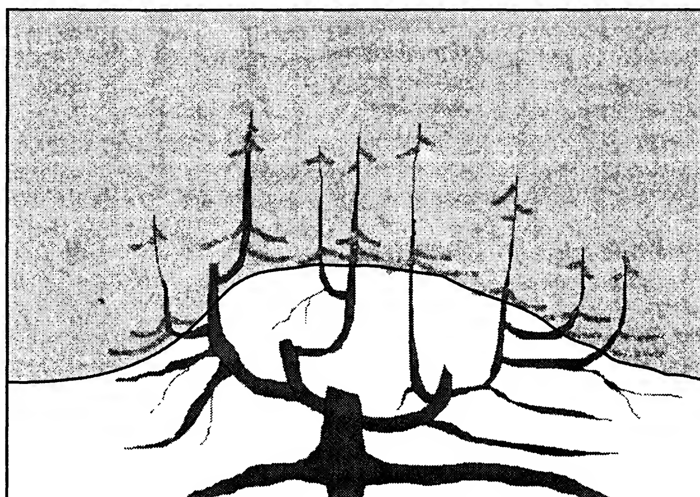


Рис. 3. Схематическое изображение клона *Picea obovata*, приуроченного к песчаному бугру.

не отмеченных в ближайших лесотундровых районах, и сделали предположение о давнем их расселении на север вместе с продвижением ели в голоцене. Общее число видов растений, обнаруженных к настоящему времени в районе лесного острова Море-Ю (обследовались не только ельники, но и примыкающие тундровые сообщества, водоемы, болота и др.), составляет 246, что на 22 и 34 вида больше, чем в 2 ранее обследованных южнее расположенных лесотундровых локальных флорах (Толмачев, Токаревских, 1968; Кустышева, 1999).

Ценофлора всех обследованных нами еловых островов насчитывает 96 видов сосудистых растений (деревьев — 2, кустарников — 13, кустарничков — 10 и трав — 71 вид) из 66 родов и 32 семейств (табл. 3). В группу ведущих семейств, наряду с характерными для всех голарктических флор *Poaceae, Asteraceae, Caryophyllaceae* и *Salicaceae*, вошли также *Ericaceae* и *Lycopodiaceae*. Большим разнообразием характеризуются лишайники — число обнаруженных видов составило 128 (76 напочвенных и 52 эпифитных), относящихся к 40 родам и 21 семейству (табл. 3). Доминирующими по числу видов семействами лихенофлоры островных ельников являются *Cladoniaceae, Parmeliaceae* и *Peltigeraceae*, они объединили 69 % видов лишайников. Образцы лис-

ТАБЛИЦА 3

Список видов сосудистых растений и лишайников, обнаруженных в островных ельниках на территории восточно-европейских тундр (с учетом их встречаемости)

Вид	Семейство	Географическая группа	Район исследований			
			р. Ортина	р. Нерута	р. Море-Ю	мыс Болванский
Деревья						
Betula tortuosa Ledeb.	*Betulaceae*	ГА	IV	II	II	
Picea obovata Ledeb.	*Pinaceae*	Б	IV	IV	IV	+
Кустарники						
Betula nana L.	*Betulaceae*	ГА	II	II	IV	+
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar	»	Б		II		
Juniperus communis L.	*Cupressaceae*	Б	II			
J. sibirica Burgsd.	»	ГА	IV	II	IV	
Lonicera pallasii Ledeb.	*Caprifoliaceae*	Б	II	II	III	
Ribes nigrum L.	*Grossulariaceae*	Б	I			
R. rubrum L.	»	Б	II	II	III	
Salix glauca L.	*Salicaceae*	ГАА	II		II	+
S. hastata L.	»	ГАА	I		II	
S. lanata L.	»	ГАА	II			+
S. phylicifolia L.	»	Б	II			
S. viminalis L.	»	Б	I			
Sorbus gorodkovii Pojark.	*Rosaceae*	ГАА	I	II		
Кустарнички						
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.	*Ericaceae*	Б	I			
Arctous alpina (L.) Niedenzu	»	АА	III	IV	III	+
Dryas octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz.	*Rosaceae*	АА			I	
Empetrum hermaphroditum Hagerup	*Empetraceae*	ГА	IV	III	IV	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	*Ericaceae*	ГА	I		I	+
Linnaea borealis L.	*Caprifoliaceae*	Б	II	II		+
Salix nummularia Anderss.	*Salicaceae*	АА	I		III	
Vaccinium myrtillus L.	*Ericaceae*	Б	III		I	
V. uliginosum L.	»	Б	II		III	+
V. vitis-idaea L.	»	Б	IV	III	IV	+
Травы						
Achillea apiculata Orlova	*Asteraceae*	ГА	I		III	
Aconitum septentrionale Koelle	*Ranunculaceae*	Б	I			
Adoxa moschatellina L.	*Adoxaceae*	Б	II		III	+
Androsace septentrionalis L.	*Primulaceae*	Б			I	
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	*Asteraceae*	Б	II	II	II	
Armeria scabra Pall. ex Schult.	*Limoniaceae*	А	II			
Aster sibiricus L.	*Asteraceae*	ГА			I	
Avenella flexuosa (L.) Drej.	*Poaceae*	Б	III	II	II	
Bartsia alpina L.	*Scrophulariaceae*	АА				+
Bistorta vivipara (L.) S. F. Gray	*Polygonaceae*	АА	I		I	
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	*Poaceae*	ГА			II	
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	»	Б	I			
Campanula rotundifolia L.	*Campanulaceae*	Б	II	II	III	

Вид	Семейство	Географическая группа	Район исследований			
			р. Ортина	р. Нерута	р. Море-Ю	мыс Болванский
Carex concolor R. Br.	*Cyperaceae*	АА	I			
C. globularis L.	»	Б	I			
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	*Onagraceae*	Б	II	II	III	
Conioselinum tataricum Hoffm.	*Apiaceae*	Б			I	
Delphinium elatum L.	*Ranunculaceae*	Б				+
Dianthus repens Willd.	*Caryophyllaceae*	ГА			III	
D. superbus L.	»	Б	I		I	
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	*Lycopodiaceae*	АА	I			
D. complanatum (L.) Holub	»	Б	I			+
Equisetum arvense L.	*Equisetaceae*	Б	II	II	II	+
E. pratense Ehrh.	»	Б	II		II	+
E. sylvaticum L.	»	Б	I	II		
Erigeron borealis (Vierh.) Simm.	*Asteraceae*	АА			II	
Festuca ovina L.	*Poaceae*	Б	III	III	III	+
F. richardsonii Hook.	»	А			I	
F. rubra L.	»	Б	II	II	I	+
F. sabulosa (Anderss.) Lindb. fil.	»	Б		II		
Galium uliginosum L.	*Rubiaceae*	Б	I			
Geranium krylovii Tzvel.	*Geraniaceae*	ГАА	I			
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	*Fabaceae*	АА			II	
Hieracium alpinum L.	*Asteraceae*	АА	II			
H. nigrescens Willd.	»	АА	I			
H. umbellatum L.	»	Б			I	
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	*Poaceae*	АА			I	
Juncus trifidus L.	*Juncaceae*	АА	II		I	
Koeleria pohleana (Domin) Gontsch.	*Poaceae*	А	II	IV	III	
Luzula frigida (Buchenau) Sam.	*Juncaceae*	ГА				+
Lycopodium annotinum L.	*Lycopodiaceae*	Б	I		I	
L. dubium Zoega	»	ГА	II		I	+
Minuartia rubella (Wahl.) Hiern.	*Caryophyllaceae*	А			I	
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	»	Б			I	
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	*Boraginaceae*	АА			II	
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	*Pyrolaceae*	Б	II		I	
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	*Fabaceae*	А			II	
Pachypleurum alpinum Ledeb.	*Apiaceae*	АА		III		
Pedicularis lapponica L.	*Scrophulariaceae*	ГАА	I		II	+
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	*Poaceae*	АА	II		III	
P. arctica R. Br.	»	А			I	
P. pratensis L.	»	Б	I			
Polemonium boreale Adams	*Polemoniaceae*	АА	II	II	III	
Pyrola grandiflora Radius	*Pyrolaceae*	А			I	
P. minor L.	»	Б	I		I	
P. rotundifolia L.	»	Б	I			
Rubus arcticus L.	*Rosaceae*	Б	II	II	II	+
R. chamaemorus L.	»	ГА	I			
Rumex graminifolius Lamb.	*Polygonaceae*	А	II	II	II	
R. haematinus Kihlm.	»	Б		II		
Solidago lapponica With.	*Asteraceae*	ГА	II		III	+

Вид	Семейство	Географическая группа	Район исследований			
			р. Ортина	р. Нерута	р. Море-Ю	мыс Болванский
Stellaria fennica (Murb.) Perf.	*Caryophyllaceae*	Б	I		II	
S. peduncularis Bunge	»	АА			III	+
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	*Asteraceae*	ГА	III	III	IV	+
Trientalis europaea L.	*Primulaceae*	Б	II			
Trisetum sibiricum Rupr.	*Poaceae*	Б			I	
Valeriana capitata Pall. ex Link	*Valerianaceae*	ГАА			II	
V. wolgensis Kazak.	»	Б	I			
Veratrum lobelianum Bernh.	*Melanthiaceae*	Б	II		III	
Veronica longifolia L.	*Scrophulariacea*	Б	II			
Vicia sepium L.	*Fabaceae*	Б			I	
Напочвенные лишайники						
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	*Alectoriaceae*	АА	I	III	I	+
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.	»	АА	I	IV	I	
Baeomyces carneus Flörke	*Baeomycetaceae*	АА	I			
B. placophyllus Ach.	»	АА	I		I	
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt	*Parmeliaceae*	АА	I	IV	I	+
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	»	АА				+
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.	»	Б	I	II	I	
C. islandica (L.) Ach. sp. *islandica*	»	ГАМ	III	II	II	+
C. islandica sp. *crispiformis* (Räsänen) Kärnefelt	»	ГАМ	I	II	III	
C. laevigata Räsänen	»	АА			I	
C. nigricans Nyl.	»	АА			I	
Cetrariella fastigiata (Delise ex Nyl.) Kärnefelt et Thell	»	АА			I	
Cladonia amaurocraea (Flörke) Schaer.	*Cladoniaceae*	ГАМ	II	III	III	
C. arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *arbuscula*	»	Б	II		III	+
C. arbuscula sp. *mitis* (Sandst.) Ruoss	»	Б		III		
C. bacilliformis (Nyl.) Gluck	»	ГАМ	I			
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	»	АА			I	
C. borealis S. Stenroos	»	ГАМ	II	IV	III	
C. botrytes (K. G. Hagen) Willd.	»	Б	II			
C. cenotea (Ach.) Schaer.	»	Б			I	
C. cervicornis subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti	»	МЗ	I	II	I	
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	»	МЗ	III	II	III	
C. coccifera (L.) Willd.	»	Б			II	
C. coniocraea (Flörke) Spreng.	»	Б	II		III	
C. cornuta (L.) Hoffm.	»	ГАМ	II	II	III	
C. crispata (Ach.) Flot. var. *crispata*	»	Б	I			
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	»	ГАМ	I	II	I	
C. deformis (L.) Hoffm.	»	ГАМ	II			
C. fimbriata (L.) Fr.	»	МЗ	II		III	

Вид	Семейство	Географическая группа	Район исследований			
			р. Ортина	р. Нерута	р. Море-Ю	мыс Болванский
Cladonia furcata (Huds.) Schrad.	*Cladoniaceae*	Б	I		I	
C. gracilis (L.) Willd. subsp. *gracilis*	»	Б	II	II	III	+
C. gracilis sp. *elongata* (Wulfen in Jacq.) Vain.	»	АА	I		I	
C. grayi G. Merr. ex Sandst.	»	Б	II		I	
C. macroceras (Delise) Hav.	»	ГАМ	I			
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.	»	ГАМ	I			
C. maxima (Asahina) Ahti	»	ГАМ	II		II	
C. metacorallifera Asahina	»	ГАМ	I			
C. ochrochlora Flörke	»	Б	I			
C. phyllophora Hoffm.	»	Б	I	II		
C. pleurota (Flörke) Schaer.	»	Б	I		I	
C. pyxidata (L.) Hoffm.	»	МЗ	II	II	III	
C. rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg.	»	Б	II	II	III	
C. rei Schaer.	»	Б	I			
C. scabriuscula (Delise in Duby) Nyl.	»	Б	I		I	
C. squamosa Hoffm. var. *squamosa*	»	МЗ	I		I	
C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vĕzda	»	ГАМ	I			+
C. stricta (Nyl.) Nyl.	»	АА	I		I	
C. stygia (Fr.) Ruoss	»	АА	II		III	+
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	»	АА	I			
C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg.	»	Б	II	II	II	
C. sulphurina (Michx.) Fr.	»	Б	I		II	
C. uncialis (L.) Weber ex F. H. Wigg.	»	ГАМ	II	II	II	
Dibaeis baeomyces (L. fil.) Rambold et Hertel	*Icmadophilaceae*	Б	I			
Epilichen scabrosus (Ach.) Clem.	*Rhizocarpaceae*	А	I			
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et Thell	*Parmeliaceae*	АА	III	II	III	+
F. nivalis (L.) Kärnefelt et Thell	»	АА	II	II	III	+
Nephroma arcticum (L.) Torss.	*Nephromataceae*	АА	I		I	
N. expallidum (Nyl.) Nyl.	»	АА			I	
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	*Peltigeraceae*	ГАМ	II	II	III	+
P. canina (L.) Willd.	»	МЗ	II		I	
P. didactyla (With.) J. R. Laundon	»	Б	II	II	IV	
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.	»	ГАМ	II	II	II	
P. malacea (Ach.) Funck	»	Б	II	III	IV	
P. membranacea (Ach.) Nyl.	»	Б	I			
P. neckeri Hepp ex Mull. Arg.	»	Б	I		II	
P. polydactylon (Neck.) Hoffm.	»	Б	II			
P. praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf	»	Б	I			
P. rufescens (Weiss) Humb.	»	МЗ	II	II	III	
P. scabrosa Th. Fr.	»	АА	II			
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray	*Pannariaceae*	АА	I		I	
Solorina crosea (L.) Ach.	*Peltigeraceae*	АА	II		I	
S. saccata (L.) Ach.	»	АА		II		

Вид	Семейство	Географическая группа	Район исследований			
			р. Ортина	р. Нерута	р. Море-Ю	мыс Болванский
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.	*Sphaerophoraceae*	АА	II	II	I	
Stereocaulon alpinum Laurer	*Stereocaulaceae*	АА	II	IV	III	
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	»	Б	I		I	
S. grande (H. Magn.) H. Magn.	»	Б	I			
S. paschale (L.) Hoffm.	»	ГАМ	II	II	II	+
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	*Icmadophilaceae*	АА	I	II	II	
Varicellaria rhodocarpa (Körb.) Th. Fr.	*Pertusariaceae*	ГАМ	II			
Эпифитные лишайники						
Alectoria sarmentosa (Ach.) Ach.	*Alectoriaceae*	Б	II	II	I	
Arctocetraria nigricascens (Nyl. Kärnefelt et Thell	*Parmeliaceae*	А	II	II	III	+
Biatora sphaeroides (Dicks.) Körb.	*Bacidiaceae*	Б	I			
Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	*Parmeliaceae*	Б	II		II	
B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	»	Б	II			
B. fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	»	Б	II	II	III	+
B. implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	»	Б	I			
B. lanestris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	»	Б	I	II		
B. nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	»	Б			I	
B. pseudofuscescens (Gyelnik) Brodo et D. Hawksw.	»	Б	II		I	
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	»	ГАМ	I	III	III	+
Buellia punctata (Hoffm.) A. Massal.	*Physciaceae*	Б	I			
Caloplaca ammiospila (Wahlenb. et Ach.)	*Teloschistaceae*	АА	I	II	III	
C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade	»	МЗ	I		I	
Calicium viride Pers.	*Caliciaceae*	Б			II	
Chaenotheca chrysocephala (Turner ex Ach.) Th. Fr.	*Coniocybaceae*	Б			I	
Evernia mesomorpha Nyl.	*Parmeliaceae*	Б	II	II	II	
Hypogymnia austerodes (Nyl.) Räsänen	»	ГАМ			II	
H. bitteri (Lynge) Ahti	»	ГАМ	II	II	II	
H. physodes (L.) Nyl.	»	Б	IV	IV	IV	+
H. tubulosa (Schaer.) Hav.	»	Б	II	II	II	+
Lecanora symmicta (Ach.) Ach.	*Lecanoraceae*	Б	II	III	III	+
Lobaria scrobiculata (Scrop.) DC.	*Lobariaceae*	Н		II	II	
Melanelia exasperata (De Not.) Essl.	*Parmeliaceae*	Н	I	II	III	
M. olivacea (L.) Essl.	»	Б	II	II	II	+
M. septentrionalis (Lynge) Essl.	»	Б	II	III	III	
Micarea incrassata Hedl.	*Micareaceae*	АА	I			

Вид	Семейство	Географическая группа	Район исследований			
			р. Ортина	р. Нерута	р. Море-Ю	мыс Болванский
Nephroma bellum (Spreng.) Tuck.	*Nephromataceae*	Б	I	II		
N. parile (Ach.) Ach.	»	Б	II	II	III	
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	*Pertusariaceae*	ГАМ	II	II	III	
O. arborea (Kreyer) Almb.	»	Б	I			
O. frigida (Sw.) Lynge	»	АА	II	III	IV	+
O. upsaliensis (L.) A. Massal.	»	АА			I	
Parmelia sulcata Taylor	*Parmeliaceae*	МЗ	IV	IV	IV	+
Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl.	»	Б	III	III	IV	+
P. hyperopta (Ach.) Arnold	»	Б	III	IV	IV	+
Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier	*Physciaceae*	Н			I	
P. aipolia var. *alnophila* (Vain.) Lynge	»	Н	II	II	III	
P. dubia (Hoffm.) Lettau	*Parmeliaceae*	МЗ			I	
Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb.	»	Б			I	
Ramalina dilacerata (Hoffm.) Hoffm.	*Ramalinaceae*	Б	II	II	III	
R. farinacea (L.) Ach.	»	Н	I			
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue	»	Б	II	II	II	
R. sinensis Jatta	»	Б	I			
Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale	*Parmeliaceae*	Б	III	IV	III	+
T. inermis (Nyl.) Kärnefelt	»	А				+
T. sepincola (Ehrh.) Hale	»	Б	IV	IV	IV	+
Usnea lapponica Vain.	»	Б	I	II	II	
U. subfloridana Stirt.	»	Б	II	II	III	
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	»	Б	IV	III	IV	+
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.	*Teloschistaceae*	М	I			
X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	»	МЗ	III	IV	III	

Примечание. Географическая широтная группа для сосудистых растений: А — арктическая, АА — арктоальпийская, ГА — гипоарктическая, ГАА — гипоарктоальпийская и Б — бореальная. Географический элемент для лишайников: А — арктический, АА — арктоальпийский, ГАМ — гипоарктомонтанный, М — монтанный, Б — бореальный, Н — неморальный и МЗ — мультизональный. При выделении географических элементов лихенофлоры придерживались взглядов Н. С. Голубковой (1983). Римские цифры — постоянство видов в ельниках, рассчитанное по их относительной частоте встречаемости: IV — 100—80 %, III — 79—50 %, II — 49—20 %, I — 19 % и менее (Миркин и др., 1989). Поскольку на мысе Болванский выполнено описание в единственном обнаруженном еловом островке, виды, встреченные там, помечены +.

тостебельных и печеночных мхов находятся в процессе определения, поэтому мы не включили их в список.

В древесном ярусе островных ельников часто присутствует *Betula tortuosa*, кустарниковый ярус формируют *Betula nana* и бореальные виды *Juniperus communis, Lonicera pallasii, Ribes nigrum, R. rubrum* и *Sorbus gorodkovii*. В мохово-лишайниковом ярусе из мхов доминируют *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi* и *Aulacomnium turgidum*. Кроме того, в ельниках были обнаружены таежные виды мхов *Rhytidiadelphus squarrosus, R. triquetrus* и *Ptilium crista-castrensis*, не отмеченные в тундровых сообществах. Бореальные *Arctostaphylos uva-ursi, Linnaea borealis, Adoxa moschatellina,*

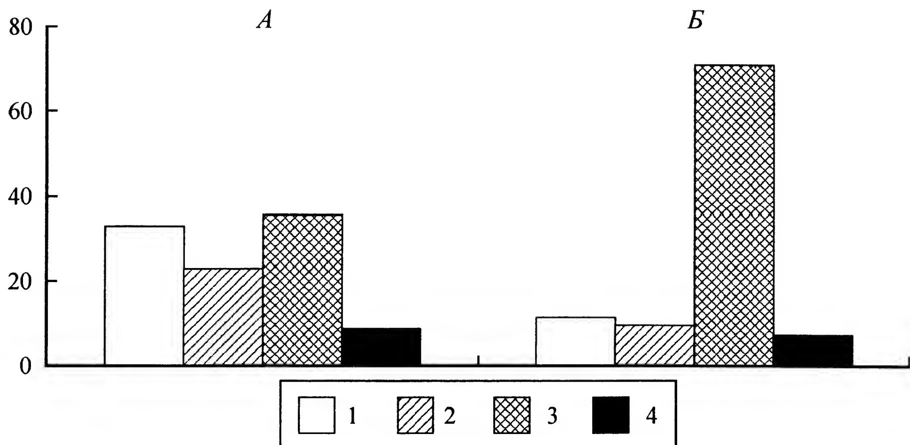


Рис. 4. Распределение по географическим элементам напочвенных (*А*) и эпифитных (*Б*) лишайников, обитающих в еловых островах.

Элементы: *1* — арктический и арктоальпийский, *2* — гипоарктомонтанный и монтанный, *3* — бореальный и неморальный, *4* — мультизональный. По оси ординат — доля от общего числа видов, %.

Orthilia obtusata, Equisetum sylvaticum, Carex globularis, Diphasiastrum complanatum, Pyrola rotundifolia и др. произрастали в травяно-кустарничковом ярусе. В пределах обследованных участков ельников в бассейне р. Море-Ю мы не обнаружили *Moneses uniflora* и *Orthilia secunda*, найденных ранее А. И. Толмачевым и С. А. Токаревских.

Ранее нами (Lavrinenko, Lavrinenko, 1999) было показано, что таксономическая и географическая структура ценофлоры сосудистых растений, произрастающих в ельниках бассейна р. Ортина, очень близка к флоре лесных сообществ лесотундры. Более половины видов растений из островных ельников (51 %) составили виды бореальной фракции.

Ценофлора напочвенных лишайников еловых островов мало отличалась от флоры лишайников тундровых сообществ. Однако несколько видов эпиксильных кладоний (*Cladonia bacilliformis, C. botrytes, C. subulata* и *C. cenotea*) были обнаружены только в ельниках. Географический анализ флоры напочвенных лишайников островных ельников показал незначительное превышение доли видов бореальной фракции над арктической и гипоарктомонтанной (рис. 4).

Флора эпифитных лишайников представляет особый интерес, поскольку субстратом для них служит кора и древесина *Picea obovata*. Большинство обнаруженных эпифитов были связаны только с елью и не встречались на других древесных субстратах в тундре. Закономерно, что среди эпифитов доля видов бореального и неморального элементов достигала 71 % (рис. 4). Мы можем утверждать, что такие виды, как *Alectoria sarmentosa, Bryoria capillaris, B. furcellata, B. implexa, Evernia mesomorpha, Hypogymnia austerodes, Lobaria scrobiculata, Melanelia exasperata, Physcia dubia, Ramalina dilacerata, R. farinacea, R. roesleri, R. sinensis, Usnea subfloridana, Xanthoria candelaria* и *X. polycarpa*, сохранились в рефугиумах вместе с елью со времен голоцена. В еловых останцах на территории Большеземельской тундры обнаружен новый для России вид *Bryoria pseudofuscescens*.

Эпифитные лишайники различались по частоте встречаемости (табл. 3). К редким видам (отмеченным лишь в 1—2 островах) можно отнести *Chaenotheca chrysocephala, Calicium viride, Hypogymnia austerodes, Ochrolechia upsaliensis, Physcia adscendens, P. dubia, Platismatia glauca, Ramalina sinensis, Xanthoria candelaria* и некоторые другие. Каждый вид занимал на дереве определенную экологическую нишу. Так, на нижних ветвях деревьев, укрытых снегом в зимний период, доминировали *Hypogymnia physodes* и *Parmelia sulcata*. Выше уровня снегового покрова, на лишенных веток стволах, преобладала *Melanelia septentrionalis*. На кончиках живых веточек обитали

Melanelia exasperata и *Xanthoria polycarpa*. Следует отметить, что в наиболее северных еловых островках на ветках ели поселялись многие кустистые напочвенные лишайники, такие как *Alectoria nigricans, A. ochroleuca, Bryocaulon divergens, Bryoria nitidula, Cetraria aculeata, Flavocetraria cucullata, F. nivalis* и др.

Сходство ценофлор тундровых ельников из разных географических точек, оцененное по коэффициенту общности Съеренсена (Миркин и др., 1989), было довольно высоким. Число таксонов сосудистых растений и лишайников, общих для флор островных ельников бассейнов рек Ортина и Море-Ю (Большеземельская тундра), достигало 120 и коэффициент сходства был равен 0.72. Коэффициенты сходства между флорой ельников бассейна р. Нерута (Малоземельская тундра) и двумя другими флорами были немного ниже (0.61 и 0.63).

Прогноз распространения ели на территории тундры в будущем в связи с предстоящими изменениями климата. Согласно оценкам российских и зарубежных ученых, в начале XXI в. средняя температура воздуха в северном полушарии (60—80° с. ш.) возрастет на 2—4 °С и одновременно с этим на 10—20 % увеличится количество осадков (Будыко и др., 1991; Израэль и др., 1999). В России к 2050 г. ожидаются сокращение площади сплошной криолитозоны на 15—50 % и повышение ее температуры на 2—3 °С (Павлов, 1997). Такие изменения в температуре и осадках сопоставимы с эпохой климатического оптимума голоцена (Shpolyanskaya, 1997).

В случае если климатические изменения будут проходить по такому сценарию, можно ожидать значительных изменений в структуре и функционировании экосистем тундры, самой молодой из всех ландшафтно-ботанических и географических зон Земли, которая начала формироваться лишь в четвертичном периоде. Известно, что в эпохи межледниковий (микулинского и голоцена) зона тундры сокращалась до минимума, что позволяет говорить о том, что эта зона характеризуется наименьшей устойчивостью в периоды наибольшей теплообеспеченности (Величко, 2002). По прогнозам К. И. Кобак и Н. Ю. Кондрашовой (1992), при увеличении средней глобальной температуры воздуха на 1.4 °С на территории тундры будут преобладать хвойные леса, северная граница которых сместится к побережью Северного Ледовитого океана, а южная будет проходить по 60—65° с. ш. При потеплении на 2.2 °С хвойные леса еще дальше продвинутся на север, и их южная граница местами поднимется до 67° с. ш. Однако освоение тундры древесными породами будет происходить не только за счет продвижения границ экотона тайга—тундра к северу, но и благодаря расширению площадей изолированных еловых сообществ, сохранившихся на территории тундры со времен голоцена.

Как показали наши исследования, для многих бореальных видов сосудистых растений и лишайников, существование которых в тундре зависит от условий, обеспечиваемых *Picea obovata*, островные ельники стали убежищами для переживания неблагоприятных климатических периодов. Они способствуют сохранению на территории тундры реликтовых элементов флоры, которые в случае потепления климата будут активно внедряться в тундровые сообщества вместе с елью.

Благодарности

Настоящая работа выполнена в рамках Международного проекта «Устойчивое развитие Печорского региона в изменяющихся условиях природы и общества (SPICE)» (номер контракта ICA2-CT-2000-10018), а также при финансовой поддержке российско-голландского проекта «Климатические изменения и их влияние на речные системы в Западной и Восточной Европе: сравнение с прошлым и прогноз для будущего» (номер контракта NWO 047.011.2001.003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Заселение тундры лесом в современную эпоху // Растительность крайнего севера СССР и ее использование. Л.; М., 1956. С. 27—45.

Андреичева Л. Н. Плейстоцен европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. 322 с.

Арсланов Х. А., Лавров А. С., Потапенко Л. М. и др. Новые данные по геохронологии и палеогеографии позднего плейстоцена и раннего голоцена на севере Печорской низменности // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М., 1987. С. 101—111.

Белорусова Ж. М., Ловелиус Н. В., Украинцева В. В. Региональные особенности изменения природы Таймыра в голоцене // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 610—618.

Берри Б. Л., Либерман А. А., Шиятов С. Г. Восстановление и прогноз температур северного полушария по колебаниям индексов прироста деревьев на полярной границе леса // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1983. № 4. С. 41—47.

Борзенкова И. И. Изменение климата в кайнозое. СПб., 1992. 247 с.

Будыко М. И., Израэль Ю. А., Яншин А. Л. Глобальное потепление и его последствия // Метеорология и гидрология. 1991. № 12. С. 5—10.

Величко А. А. Устойчивость ландшафтной оболочки и ее био- и георазнообразие в свете динамики широтной зональности // Известия АН. Сер. географ. 2002. № 5. С. 7—21.

Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Коренева Е. В., Скиба Л. А. О колебаниях границы леса в верхнем плейстоцене и голоцене на севере Азии (по данным спорово-пыльцевого анализа) // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 236—242.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Городков Б. Н. Вечная мерзлота в северном крае // Тр. совещания по изучению производительных сил. Сер. северная. 1932. Вып. 1. С. 135—156.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.

Григорьев А. А. Полярная граница древесной растительности в Большеземельской и некоторых других тундрах, факторы ее обусловливающие и колебания в ближайшую к нам эпоху // Землеведение, 1924. Т. 24. Вып. 1—2. С. 72—92.

Гуслицер Б. И., Дурягина Д. А., Кочев В. А. Возраст рельефообразующих морен в бассейне нижней Печоры и граница распространения последнего покровного ледника // Расчленение и корреляция фанерозойских отложений европейского севера СССР. Сыктывкар, 1985. С. 97—107. (Тр. Ин-та геологии Коми НЦ УрО РАН; Вып. 54).

Девятова Э. И. Развитие поздне- и послеледниковой растительности в районе Иксинской депрессии и некоторые вопросы палеогеографии голоцена Архангельской области // Голоцен. М., 1969. С. 152—165.

Зубаков В. А., Борзенкова И. И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л., 1983. 216 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1—2). С. 1—87.

Израэль Ю. А., Павлов А. В., Анохин Ю. А. Анализ современных и ожидаемых в будущем изменений климата и криолитозоны в северных регионах России // Метеорология и гидрология. 1999. № 1. С. 18—27.

Израэль Ю. А., Груза Г. В., Катцов В. М., Мелешко В. П. Изменения глобального климата. Роль антропогенных воздействий // Метеорология и гидрология. 2001. № 5. С. 5—21.

Карев Г. И. Краткая биолого-экологическая характеристика древесных пород лесотундры востока европейской части СССР // Растительность крайнего севера СССР и ее использование. Л.; М., 1956. С. 61—69.

Кобак К. И., Кондрашова Н. Ю. Изменения локализации природных зон при глобальном потеплении // Экология. 1992. № 3. С. 9—18.

Кременецкий К. В., Макдональд Г. М., Галабала Р. О. и др. Сдвиг в голоцене северной границы распространения некоторых видов деревьев и кустарников // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 10—25.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Островные редколесья западного макросклона Полярного Урала // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1446—1455.

Кустышева А. А. Новые находки растений в лесном острове на реке Море-Ю (Большеземельская тундра) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 124—126.

Марченко Т. И., Дурягина Д. А. Условия формирования голоценовых отложений в бассейнах рек Вычегды и Большой Роговой (по данным диатомового и спорово-пыльцевого анализов). Сыктывкар, 1996. 44 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 222 с.

Мочалова О. А. О новом местонахождении *Picea obovata* (*Pinaceae*) на крайнем северо-востоке Азии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 126—132.

Павлов А. В. Мерзлотно-климатический мониторинг России: методология, результаты наблюдений, прогноз // Криосфера Земли. 1997. Т. 1. № 1. С. 47—58.

Плешивцева Э. С. Палинологическая характеристика поздне- и послеледниковых отложений Северо-Двинской впадины // Палинология голоцена и маринопалинология. М., 1973. С. 23—26.

Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен—голоцен; элементы прогноза / Под ред. А. А. Величко. М., 1993. Вып. 1. 102 с.

Самбук Ф. В., Дедов А. А. Подзоны Припечорских тундр // Геоботаника. Л., 1934. Вып. 1. С. 29—52.

Сергиенко В. Г. Флора северного лесного острова на полуострове Канин // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 208—215.

Танфильев Г. И. Пределы лесов в полярной России по исследованиям в тундре Тиманских самоедов. Одесса, 1911. 286 с.

Тихомиров Б. А. Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. М.; Л., 1962. 89 с.

Толмачев А. И., Токаревских С. А. Исследование района лесного острова у р. Море-Ю в Большеземельской тундре // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 4. С. 560—566.

Хантимеров Р. М., Шиятов С. Г. Радиоуглеродные и дендрохронологические датировки полуископаемой древесины на Ямале и их использование для изучения динамики лесотундровых экосистем // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1999. С. 3—22.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шиятов С. Г. Вековая изменчивость прироста ели сибирской в низовье р. Печоры // Лесоведение, лесоводство: Тез. докл. на VII симп. «Биологические проблемы Севера». Петрозаводск, 1976. С. 224—225.

Шиятов С. Г. Климатогенные смены лесной растительности на верхнем и полярном пределах ее произрастания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1981. 57 с.

Шренк А. Г. Путешествие к северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным уральским горам. СПб., 1855. 665 с.

Юдин Ю. П. Леса // Производительные силы Коми АССР. 1954. Т. 3. Ч. 1. Растительный мир. С. 45—48.

Lavrinenko I. A., Lavrinenko O. V. Relict spruce forest islands in the Bolshezemelskaya tundra — control sites for long-term climatic monitoring // Chemosphere: Global change science. Elsevier Science Ltd., 1999. P. 389—402.

MacDonald G. M., Velichko A. A., Kremenetski C. V. et al. Holocene treeline history and climate change across northern Eurasia // Quaternary Research. 2000. Vol. 53. P. 302—311.

Nichols H. Historical aspects of the northern Canadian treeline // Arctic. 1976. Vol. 29. N 1. P. 38—47.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, Sweden, 1993. 240 p.

Shpolyanskaya N. A. Global change of climate and prediction of criozone evolution in Arctic // The AMAP International Symposium on Environmental Pollution of the Arctic. Tromsø, Norway, 1997. P. 184—186.

SUMMARY

Views of botanists of the 19—20th centuries on the dynamics of taiga—tundra ecotone limits are summarised. Issues on changes of the northern frontier of *Picea obovata* distribution in Holocene are considered. It is shown that isolation of spruce islands from their main area is connected with changes of climate in the Subboreal period. Locations of 29 spruce islands in the East European tundra are reported. Tree groups in the relict spruce islands are shown to be clones formed by vegetative reproduction. Coenoflora of vascular plants and lichens in isolated tundra spruce forests is studied. It is noted that some taiga species of plants and many species of epiphytic and epixylous lichens have preserved in tundra together with spruce since Holocene. It is supposed that, provided warming of the climate, a colonization of tundra by woody species will take place not only due to their boundary advance to the north, but also due to the expansion of *P. obovata* refuges which occur in tundra. At the same time, together with spruce many boreal plant species will penetrate in tundra coenoses.

УДК 561.5 : 582.623.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© Н. М. Николашина

НАХОДКА *POPULUS PLATYPHYLLA* (*SALICACEAE*) В РАННЕМ МИОЦЕНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

N. M. NIKOLASHINA. RECORD OF *POPULUS PLATYPHYLLA* (*SALICACEAE*) IN THE EARLY MIOCENE OF THE WESTERN SIBERIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: zhilin@AH 1553. spb.edu
Поступила 05.02.2003
Окончательный вариант получен 13.02.2003

Сообщается о находке *Populus platyphylla* в раннем миоцене Западной Сибири. Этот вид был известен только из верхнего и среднего миоцена и плиоцена Европы. Таким образом, это самая древняя и первая в Сибири находка *P. platyphylla*. Дана морфологическая характеристика листа и впервые описано строение

эпидермы. Проведен сравнительный анализ морфологических признаков листа и структуры его эпидермальных клеток у *P. platyphylla* и предположительно близкого современного вида из того же подрода *Aigeiros — P. deltoides*.
Ключевые слова: *Populus*, миоцен, лист, эпидерма, устьице.

Местонахождение, в котором были обнаружены ископаемые остатки *Populus platyphylla* (Goepp.) W. Schimp., расположено в с. Екатерининском (Западная Сибирь) на р. Большая Абросимовка (приток Иртыша), в 15 км юго-восточнее г. Тары (рис. 1). Оно известно с 1920-х годов. Описанию растительных остатков из этого местонахождения посвящено несколько работ: А. Н. Криштофович (1928, по сборам М. Д. Спиридонова), А. Н. Криштофович и М. О. Борсук (1939, по сборам К. С. Афанасьева и П. Л. Драверта), В. А. Хахлов (1948), П. И. Дорофеев (1957, 1963), В. И. Баранов (1959). Общий список, полученный на основании данных о флоре с. Екатерининского, включает 49 названий, в том числе несколько видов тополей.

В сборах 1995 г. С. Г. Жилина, И. Г. Габриеляна и О. Н. Арбузовой был обнаружен лист неизвестного представителя рода *Populus*, который не удалось сблизить ни с одним из видов, ранее описанных из этого местонахождения, а именно *P. balsamoides* Goepp., *P. latior* Heer var. *grossidentata* Heer и *P. latior* Heer var. *subtruncata* Heer (Криштофович, 1928; Криштофович, Борсук, 1939; Жилин, 1961).

При выяснении видовой принадлежности этого тополя использовались материалы И. А. Ильинской по роду *Populus*, которые позволили определить его как *Populus platyphylla* (Goepp.) W. Schimp. — один из семи ископаемых видов подрода *Aigeiros* (Duby) Penjkovsky. Прежде этот вид был обнаружен в позднем и среднем миоцене и плиоцене Европы (Ильинская, 2003). Абросимовский горизонт, к которому относятся екатерининские слои, принят в объеме нижней части нижнего миоцена как вероятный аналог аквитанского яруса (Мартынов, 1984; Никитин, 1984), т. е. находка в нем *P. platyphylla* является на данный момент самой древней.

Впервые рассматриваемый вид был описан в 1852 г. под названием *Populites platyphyllus* Goepp., позднее указывался как *Populus melanaria* Heer (Ильинская, 1959), *P. rhamnifolia* Iljinskaja (1968), *P. balsamoides* (Шварева, 1993). До настоящего времени местонахождения *P. platyphylla* были известны с территорий Польши (Menzel, 1906; Zastawniak, 1980, 1996) и Украины (Шварева, 1971, 1983, 1993; Ильинская, 1959; Ильинская, 1968). Таким образом, *P. platyphylla* впервые найден как за пределами Европы, так и на территории России.

Сем. *Salicaceae* Mirb.

Род *Populus* L.

Подрод *Aigeiros* (Duby) Penjkovsky

Populus platyphylla (Goepp.) W. Schimp.

Табл. I, II

P. platyphylla (Goepp.) W. Schimp., 1872, Traité paléontolog. végétale, 2 : 692; Menzel, 1906, Abh. Preussisch. geolog. Landesanst., N. F., 46 : 15, «*platyphyllos*»; Zastawniak, 1996, Budowa Geologiczna Polski, 3 : 888, tab. 296, fig. 1. — *Populites platyphyllus* Goepp., 1852, Palaeontographica, 2 : 276, tab. 35, fig. 5. — *Populus rhamnifolia* Iljinskaja, 1968, Неоген. фл. Закарпатск. обл. УССР: 49, табл. 1, фиг. 6, табл. 22, фиг. 1—4, табл. 23, фиг. 1—4; Шварева, 1971, Палеонт. сб. 7, 2 : 60, табл. 1, фиг. 3, 4, табл. 4, фиг. 1; Zastawniak, 1980, Prace Muz. Ziemi, 33 : 54, fig. 23, 24; Шварева, 1983, Миоцен. фл. Предкарпатья: табл. 20, фиг. 1, 2, табл. 61, фиг. 1, рис. 9, 2. — *P. melanaria* auct. non Heer: Ильинская, 1959, Бот. журн., 44, 5 : 607, p. p., quoad табл. 1, фиг. 1В; Шварева, 1983, цит. соч.: 58, p. p. quoad табл. 68, фиг. 2, 3. — *P. balsamoides* auct. non

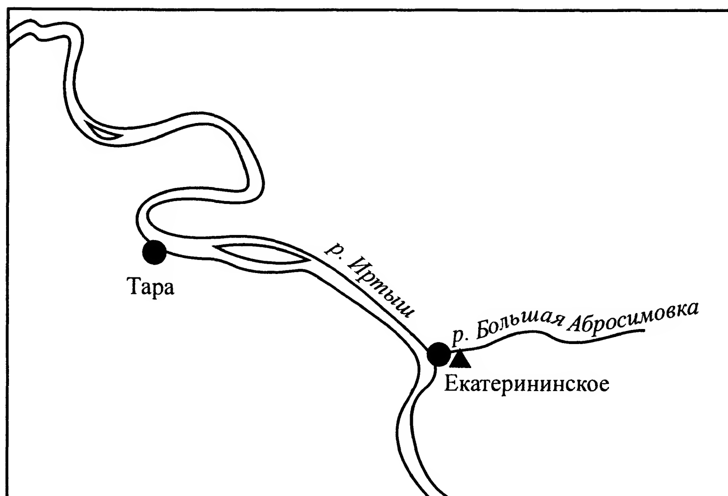


Рис. 1. Местонахождение остатков растений *Populus platyphylla* (обозначено треугольником).

Goepp.: Шварева, 1993, Миоценовая фл. ручья Буркало в Закарпатье: 45, табл. 6, фиг. 3, 4, рис. 5, 1, 2.

Голотип: отпечаток листа, верхний миоцен, Стружа у Ступины (Stroza kolo Stupina — Striese bei Stroppen) (Польша), обр. № 2860 — р [MGUWr]; Goeppert, 1852, l. c.: tab. 35, fig. 3, sub nom. *Populites platyphyllus* Goepp.

Местонахождения: нижний миоцен, аквитан, Екатерининское (Западная Сибирь); средний миоцен, нижний бадений, Глинско (Украина); средний миоцен, верхний бадений, Буркало, Вербовец и Пистынка (Украина); средний миоцен, нижний сармат, Повитруле (Украина); верхний миоцен, Стружа (Польша); плиоцен, ильницкая свита, Березинка (Украина) (рис. 2).

Исходя из представлений Ильинской (2003) о виде в целом, найденный в Екатерининском лист *P. platyphylla*, скорее всего, ауксибластный.

Лист довольно крупный (длина 11 см, ширина 7 см), с прекрасно сохранившейся фитолеймой, что позволило сделать препараты эпидермы. Очертание пластинки яйцевидное, с наибольшей шириной в нижней трети. Основание округлое, верхушка листа широкая, слегка оттянутая в короткий кончик. Край зубчатый, зубцов — 3—4 на 1 см. Базальная часть зубцов плосковыпуклая, 2—3 мм дл., а апикальная — слегка вогнутая и очень короткая. Главная жилка в основании до 2 мм толщ., к верхушке истончающаяся. Вторичных жилок 9—10 пар, они значительно тоньше главной, отходят от нее через неравные интервалы под углом 65—75° у основания и в средней части листа, а в верхней части под углом 45—50°. На расстоянии 1.5—2 см от края вторичные жилки разветвляются и соединяются петлями с ответвлениями соседних вторичных жилок. Вставочные жилки тонкие, короткие. Третичные жилки слегка изогнутые, проходят косо между жилками 2-го порядка. Заметны жилки 4-го порядка, которые образуют многоугольные ячейки разной величины (рис. 3, *1*; табл. I, *1, 3*). Лист гипостоматный.

Верхняя эпидерма представлена квадратными, прямоугольными, реже многоугольными клетками. Длина клеток 15—25 мкм, ширина 15—20 мкм. Стенки клеток прямые. Клетки располагаются довольно четкими рядами (табл. I, *4*).

Нижняя эпидерма представлена округлыми, треугольными, прямоугольными и многоугольными клетками. Длина клеток 15—25 мкм, ширина 10—20 мкм. Стенки клеток прямые или изогнутые. Околоустьичные клетки, определяющие тип устьичного аппарата, ориентированы определенным образом, почти концентрически вокруг замыкающих клеток (табл. II, *1*).

Устьица располагаются беспорядочно. Они эллиптические, длина замыкающих клеток в среднем 15—25 мкм, ширина 10—15 мкм. Для вида характерен *парацит-*

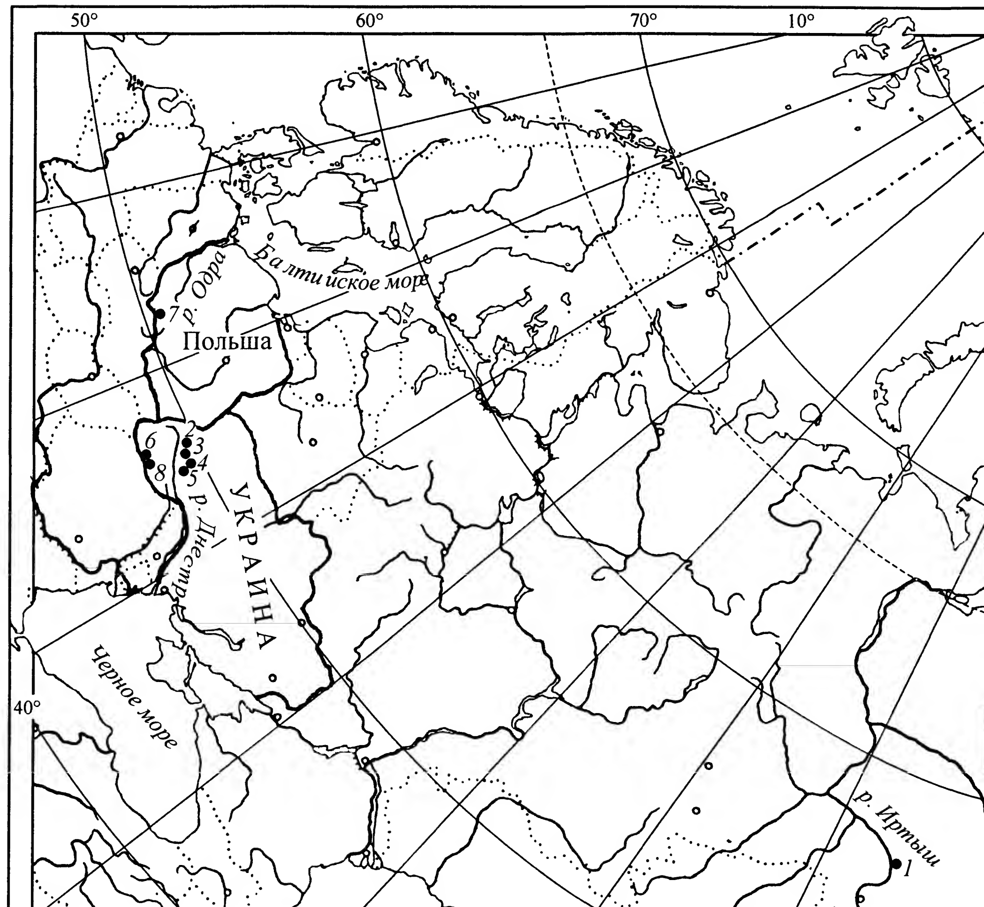


Рис. 2. Ареал *Populus platyphylla*.

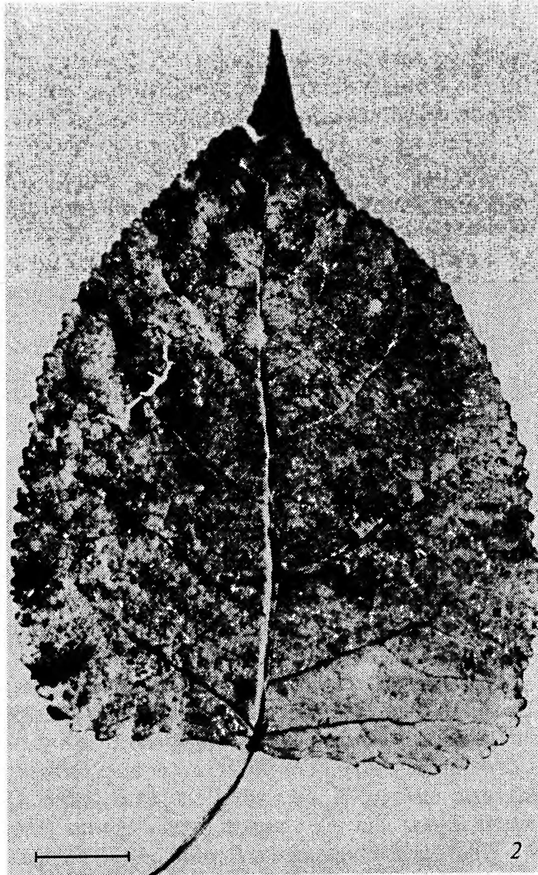
Нижний миоцен: *1* — Екатерининское (Западная Сибирь), *2* — средний миоцен: Глинско (Украина), *3* — гора Повитруле (Украина), *4* — Вербовец (Украина), *5* — Пистынка (Украина), *6* — ручей Буркало (Украина), *7* — верхний миоцен: Стружа (Польша), *8* — плиоцен: Березинка (Украина).

ный тип устьичного аппарата, т. е. параллельно замыкающим клеткам располагаются 2 довольно крупные, по сравнению с обычными, побочные клетки (табл. I, *5—7*).

Для сравнения морфологических признаков и строения эпидермы листа *P. platyphylla* из современных представителей подрода *Aigeiros* по совету Ильинской был выбран *P. deltoides* Marsh. (LE, Гербарий БИН РАН, № 5219).

Листья *P. deltoides* в среднем 8—10 см дл. и 6—8 см шир. По очертанию близки к треугольным, с наибольшей шириной в нижней части. Основание листовой пластинки чаще всего усеченное или чуть выемчатое. Верхушка оттянута в короткий кончик. Край зубчатый, зубцов — 3—4 на 1 см. Базальная часть зубцов вогнутовыпуклая, апикальная короткая, прямая или вогнутая. Верхушка зубца может быть клювовидно загнута. Главная жилка в основании около 1 мм толщ., к верхушке истончающаяся. Вторичных жилок 8—10 пар, они гораздо тоньше главной, отходят от нее под углом 65—75° в нижней части листа, а в верхней — под углом 50—60°. Вторичные жилки в нижней части листа почти прямые, а ближе к верхушке становятся дугообразными, недалеко от края листа они разветвляются и соединяются с ответвлениями соседних вторичных жилок. Третичные жилки слегка изогнутые, проходят косо между жилками второго порядка (рис. 3, *2, 3*; табл. I, *2*). Лист амфистоматный.





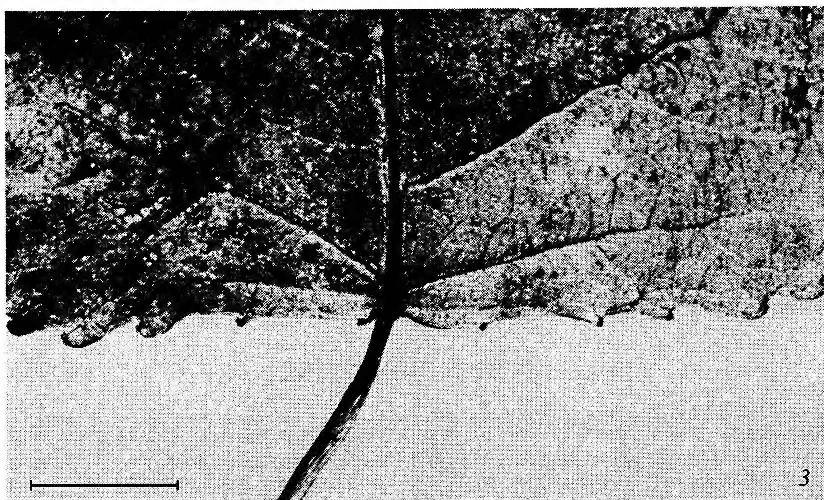


Рис. 3.

1 — лист ***Populus platyphylla*** (обр. 1776/6), нат. вел.; *2* — лист современного ***P. deltoides***, гербарий БИН (LE) № 5219, нат. вел.; *3* — основание листа ***P. deltoides***. Масштабная линейка — 1 см.

Эпидерма листа *P. deltoides* представлена квадратными, прямоугольными, реже многоугольными и неправильной формы клетками. Длина клеток 15—25 мкм, ширина 15—20 мкм. Стенки клеток прямые, вогнутые или выпуклые. Клетки располагаются довольно четкими рядами (табл. II, *2*).

Устьица располагаются беспорядочно. Они эллиптические, длина замыкающих клеток 20—25 мкм, ширина 10—15 мкм. Для этого вида характерен *парацитный* тип устьичного аппарата, т. е. параллельно замыкающим клеткам располагаются всего 2 довольно крупные, по сравнению с обычными эпидермальными, побочные клетки (табл. II, *3*). Изредка встречаются довольно крупные образования — гидатоды (длина 30—35 мкм, ширина 15—20 мкм), окруженные розеткой из 5—8 клеток (табл. II, *4*).

Заключение

Из всего вышесказанного видно, что *Populus platyphylla* и *P. deltoides* по морфологическим признакам листа имеют как черты сходства, так и различия. К последним относятся форма листовой пластинки и основания, а также характер зубцов. Кроме того, у *P. deltoides* амфистоматные листья (Васильев, 1965; Паутов, 1996), тогда как у *P. platyphylla* листья гипостоматные. Для обоих видов характерен парацитный тип устьичного аппарата, но в то же время может встречаться и латероцитный тип. Различия выявляются и в строении эпидермальных клеток: у *P. platyphylla* они более вытянутые, тогда как у *P. deltoides* они чаще изодиаметрические. Стенки побочных клеток у современного вида в основном прямые, а у ископаемого — изогнутые.

Таким образом, нельзя с полной уверенностью сказать, что *P. platyphylla* и *P. deltoides* наиболее близкие виды, поскольку у современных тополей гипостоматные листья встречаются только у представителей секц. *Leucoides* подрода *Tacamachaca* и у представителей подрода *Populus*, а у современных видов подрода *Aigeiros* только амфистоматные листья. Кроме того, парацитный и латероцитный типы устьичного аппарата характерны для всех видов рода *Populus* (Паутов, 1996).

Еще одним близким к *P. platyphylla* видом можно назвать современный *P. mexicana* West (возможно, синоним *P. arizonica* Sarg.) из этого же подрода. Он назван близким видом для *P. melanaria* Heer (Ильинская, 2003).

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность С. Г. Жилину за идею статьи, советы и замечания в ходе выполнения работы, И. А. Ильинской за предоставленные материалы по роду *Populus* и помощь в определении образца, М. А. Барановой за ценные консультации, Г. И. Петровой и Л. А. Карцевой за фотографии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49705).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов В. И. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. М., 1959. С. 232—239.

Васильев А. Е. Ксероморфные признаки в роде *Populus* L. // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 69—74.

Дорофеев П. И. Материалы к познанию западносибирской третичной флоры (ископаемая флора села Екатерининского близ г. Тары) // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., 1957. С. 277—312.

Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л., 1963. 344 с.

Жилин С. Г. Остатки *Populus balsamoides* Goepp. из олигоценовых отложений чинка Науша (Тургайский прогиб) // Геология Тургайского прогиба. Л., 1961. Вып. 1 (Матер. ВСЕГЕИ, нов. серия. Вып. 43) С. 53—61.

Ильинская И. А. Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 609—616.

Ильинская И. А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л., 1968. 120 с.

Ильинская И. А. Геологическая история рода *Populus* (*Salicaceae*) на территории бывшего СССР // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 23—37.
Криштофович А. Н. Новые данные к верхне-третичной флоре северо-западной Сибири // Изв. Геолог. Ком. 1928. Т. 46. № 7. С. 751—757.
Криштофович А. Н., Борсук М. И. Миоценовые растения с реки Иртыша близ г. Тары в Западной Сибири // Проблемы палеонтологии. Л., 1939. Т. 5. С. 375—395.
Мартынов В. А. Природная обстановка и геологические рубежи неогена Западной Сибири // Среда и жизнь на рубежах эпохи кайнозоя в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск, 1984. С. 151—158.
Никитин В. П. Миоценовые флоры Западной Сибири (по материалам палеокарпологических исследований) // Там же. С. 146—151.
Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 45 с.
Хахлов В. А. Материалы к познанию третичной флоры Западной Сибири // Тр. Томск. гос. ун-та. 1948. Т. 99. С. 3—20.
Шварева Н. Я. Миоценовая флора с. Глинско // Палеонтологический сборник. 1971. Вып. 2. № 7. С. 56—62.
Шварева Н. Я. Миоценовая флора Предкарпатья. Киев, 1983. 160 с.
Шварева Н. Я. Миоценовая флора ручья Буркало в Закарпатье. Киев, 1993. 88 с.
Goeppert H. Beiträge zur Tertiärflora Schlesien's // Palaeontographica. Stuttgart, 1852. Bd 2. S. 259—282.
Menzel P. Über die Flora der Senftenberger Braunkohlen—Ablagerungen // Abh. Preuss. Geol. Landesanstalt. Berlin, 1906. Hf. 46. 176 S.
Schimper W. Traité de paléontologie végétale. Paris, 1872. T. 2. 968 p.
Zastawniak E. Sarmatian leaf flora from the southern margin of the Holy Cross Mts. (South Poland) // Prace Muzeum Ziemi. Warszawa, 1980. T. 33. P. 39—107.
Zastawniak E. Flora megasporowa, liściowa i owocowo nasienna // Budowa Geologiczna Polski. 1996. T. 3. S. 855—1001.

SUMMARY

The record of *Populus platyphylla* (Goepp.) W. Schimp. in the Early Miocene of the Western Siberia is reported. Until now, the species was known only from the Upper and the Middle Miocene and Pliocene of Europe. Thus, this is the most ancient and the first in Siberia record of *P. platyphylla*. Morphological characteristics of the species is given, its epidermis structure is described for the first time, and the closest modern species is specified, namely *P. deltoides*.

УДК 581.526.3(235.45) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© С. Г. Кудрин

ДИНАМИКА ВОССТАНОВЛЕНИЯ *NELUMBO KOMAROVII* (*NELUMBONACEAE*) НА ЮГО-ВОСТОКЕ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

S. G. KUDRIN. DYNAMICS OF RESTORATION OF *NELUMBO KOMAROVII* (*NELUMBONACEAE*) IN THE SOUTH-EASTERN AMUR REGION

Хинганский государственный природный заповедник
676740 пос. Архара, пер. Дорожный, 6
Факс 4162-318-266
E-mail: hingan@amur.ru
Поступила 09.04.2002
Окончательный вариант получен 18.06.2002

В течение 18 лет на озерах крайнего юго-востока Амурской обл. прослежена динамика восстановления *Nelumbo komarovii*. Выявлены пункты произрастания и сроки восстановления колонии вида. Приведены данные динамики развития и многолетних изменений площади колоний лотоса.
Ключевые слова: *Nelumbo nucifera* (= *N. komarovii*), динамика восстановления, Хинганский заповедник.

Территория, охваченная изучением, расположена в междуречье нижнего течения рек Хинган и Бурея, в верхней части поймы среднего Амура. На исследуемой территории много пойменных озер. Уровень их зависит от режима рек, так как большинство озер имеет связь с Амуром и его притоками. Здесь находятся: Хинганский государственный природный заповедник, заказник «Ганукан» и 5 ботанических памятников

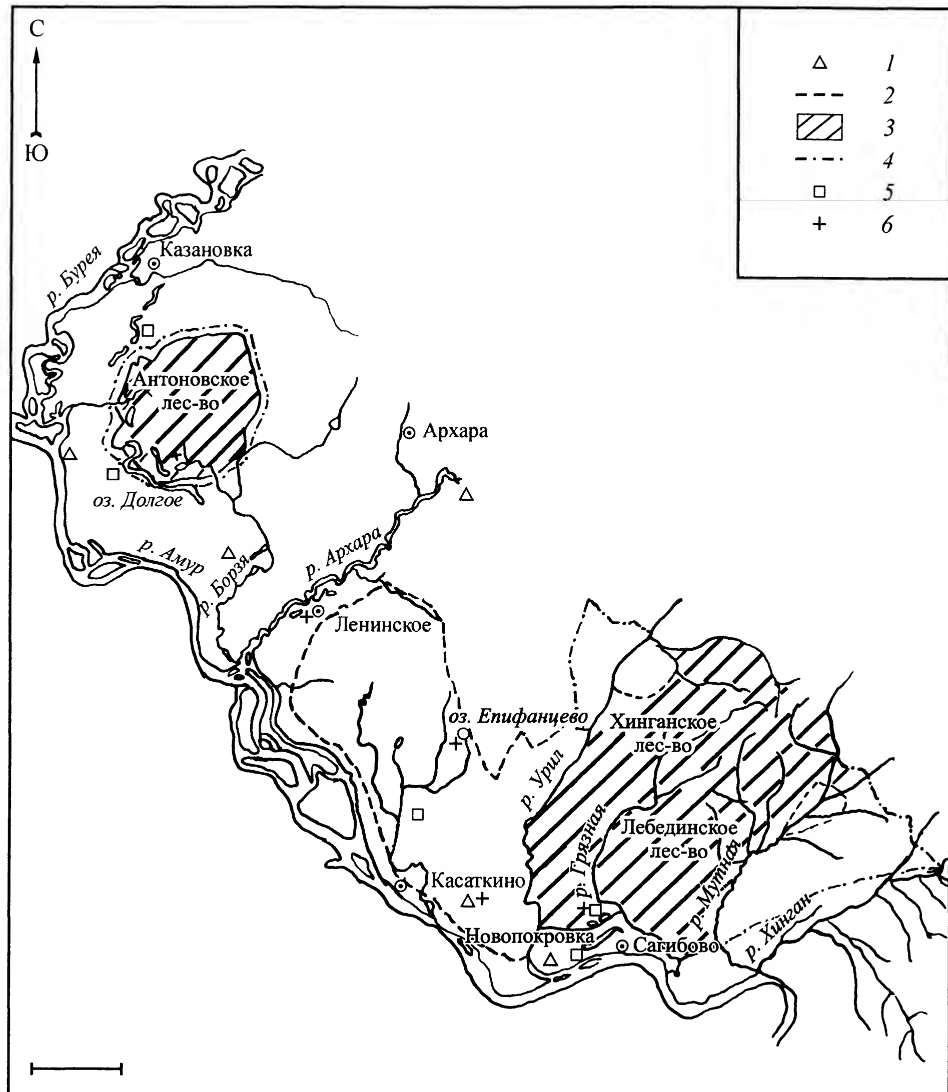


Рис. 1. Распространение *Nelumbo komarovii* на крайнем юго-востоке Амурской обл.

1 — памятник природы, *2* — граница заказника «Ганукан», *3* — территория заповедника, *4* — граница охранной зоны заповедника, *5* — существующие местонахождения *N. komarovii*, *6* — исчезнувшие местонахождения *N. komarovii*. Масштабная линейка — 10 км.

природы. Один из них, «Лотос Комарова», создан в 2000 г. Исследуемая территория представляет собой пример уникального разнообразия растений, многие из которых занесены в «Красную книгу» (1984, 1988) (Харкевич, Качура, 1981; Старченко и др., 1995) или обитают на границе ареала. Она уникальна тем, что находится на стыке границ флористического и геоботанического районирования (Тахтаджян, 1978; Ворошилов, 1982; Харкевич, 1985; Колесников, 1955, 1963). Одно из них — *Nelumbo komarovii* Grossh. По мнению Н. Н. Цвелёва (1987), этот вид хорошо отграничен от близких видов: южноазиатского — *N. nucifera* Gaertn. и прикаспийского — *N. caspica* (DC.) Fisch.

В районе исследования лотос произрастает на северо-западной границе ареала. В последние годы, после губительных для лотоса наводнений на Амуре в 1963 и

1984 гг., сложились благоприятные условия для самовосстановления и развития этого вида. Отмечается теплый, с малым количеством осадков вегетационный период. Сократились площадь пахотных земель и соответственно количество вносимых в почву удобрений, гербицидов и других химических препаратов.

Первое упоминание о лотосе с исследуемой территории принадлежит В. Л. Комарову (1950). Он собирал его 21 VII 1895 г. у станицы Иннокентьевской (в настоящее время с. Иннокентьевка) в старицах Амура. На гербарной этикетке не обозначено конкретное местонахождение, но, возможно, сборы были с оз. Долгого. По гербарному образцу почвенной экспедиции И. И. Плюснина установлено, что лотос собирался в августе 1931 г. в оз. Епифанцево; гербарий хранится в фондах заповедника. Позднее, в 1969 г., Г. Е. Павленко (1977) отмечала 2 куртины лотоса на оз. Цветочном у с. Касаткино площадью до 8000 м². При повторном посещении озера в августе 1973 г. ею отмечено уменьшение площади, занимаемой лотосом.

Нами до наводнения 1984 г. отмечено произрастание лотоса на озерах Большом Перешеечном (несколько больших плавающих листьев) и Цветочном (2 небольшие по площади куртины).

По другим водоемам литературных данных нет. С помощью опроса местных жителей установлено, что лотос до наводнения 1984 г. произрастал в 3 озерах Архаринского района: Кривом, Косом и одном из Дальне-Еланских (Кудрин, 1990). Еще ранее, до 1960-х годов, он рос в озерах Долгом, Макарова и, возможно, на Песчаном, Епифановском, Клешинском.

Первое сообщение об отсутствии лотоса на оз. Большом Перешеечном поступило в 1985 г. от сотрудника лаборатории высших растений Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН В. В. Якубова.

Восстановление лотоса впервые отмечено в 1988 г. на оз. Большом Перешеечном в Лебединском лесничестве Хинганского заповедника. В 1990 г. отмечено 2 куртины лотоса на оз. Кривом. Сочетание благоприятных климатических факторов вызвало самовосстановление лотоса на озерах, где он в последний раз отмечался в 1960-х годах. В августе 1998 г. сотрудниками отдела охраны заповедника В. А. Тягуниным, В. А. Капустиным, Б. Б. Труновым и В. И. Журко обнаружено 4 колонии лотоса на оз. Долгом, на территории и в охранной зоне Антоновского лесничества Хинганского заповедника. Судя по развитию колоний, его семенное восстановление здесь относится к 1996—1997 гг. В этом же году Журко сообщил о появлении лотоса в оз. Глубоком у с. Новопокровка. В октябре 1999 г., по сообщению сотрудника отдела охраны В. П. Устюжанина, лотос отмечен в оз. Макарова у с. Касаткино. Осенью 1999 г. автором выявлено появление 10 молодых растений на оз. Косом у дер. Казановка. Распространение лотоса на исследуемой территории отражено на рис. 1. Самовосстановления колоний лотоса не отмечено на озерах Цветочном и Дальне-Еланских, а с 1960-х годов и ранее — Епифанцевом, Песчаном, Клешинском и Епифановском.

Материал и методика

Настоящее исследование обусловлено установлением факта исчезновения лотоса в озерах Хинганского заповедника и Архаринского р-на.

В 1985—1989 гг. для выявления общей картины распространения *Nelumbo komarovii* Grossh. в Архаринском р-не Амурской обл. был проведен опрос местных жителей. По результатам опроса и литературным источникам подготовлена карта мест его произрастания.

Далее выявлялись места самовосстановления лотоса Комарова на озерах Архаринского р-на, для чего посещались озера, где он ранее произрастал, с целью выяснения потенциального запаса жизнеспособных семян, выявления сроков возобновления, вступления в генеративную фазу и наблюдений за процессами дальнейшего развития. Одновременно проводились фенологические наблюдения за фазами цветения лотоса.

При обнаружении всходов лотоса подсчитывалось их количество и схематично зарисовывалось их расположение. Учитывалось количество листьев на отдельных растениях и общее количество их в колонии. Выделялись следующие возрастные состояния растений: ювенильное, имматурное, взрослое вегетативное и генеративное (Работнов, 1983). Стадия проростков не отмечалась, так как она протекает в толще воды. На первых этапах наблюдения не учитывались сенильные растения из-за молодости популяций и трудности их определения. В последующие годы учет отдельных растений продолжался до взаимопроникновения подземных ризомов и смыкания листьев. В этот период подсчитывалось общее количество листьев в колонии. При вступлении растений в генеративную фазу отмечалось количество цветков в колонии, а при малом их количестве отмечалось их расположение на схеме. В дальнейшем подсчитывалось количество цветков, зарисовывались отдельные колонии с измерением их площади. При невозможности визуального пересчета цветков использовался относительный метод учета. В разных точках колонии закладывались 3 площадки 1 × 1 м, где подсчитывалось количество цветков. По результатам вычислялось среднее количество, которое экстраполировалось на общую площадь колонии.

Наблюдения велись на протяжении 18 лет: с 1983 по 2001 г.

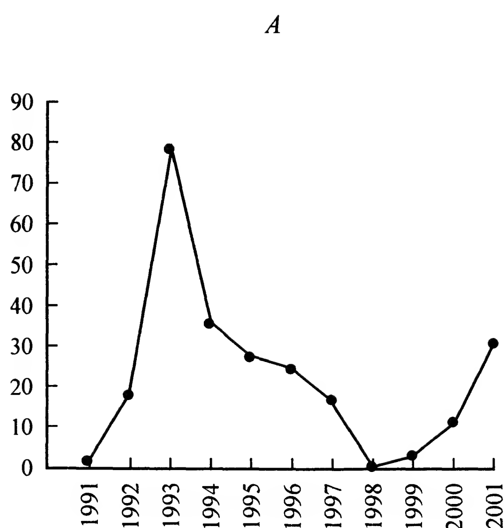
Результаты и обсуждение

Отдельно по озерам, которые ниже перечисляются в порядке начала самовосстановления лотоса, наблюдалась следующая картина. На оз. Большом Перешеечном самовосстановление лотоса отмечено в июле 1988 г. (Кудрин, 1990, 2000, 2001). В августе 1988 г. на озере проведен учет всходов лотоса. Выявлено 10 ювенильных растений различной степени развития. При посещении озера в августе 1989 г. отмечено 110 разновозрастных растений (103 ювенильных и 7 имматурных), в 1990 г. — 28 (14 ювенильных, 7 имматурных и 7 взрослых вегетативных), а в 1991 г. — 24 (7 ювенильных, 4 имматурных, 12 взрослых вегетативных и 1 генеративное). В дальнейшем учет отдельных растений стал трудновыполнимым, и поэтому в качестве индикатора состояния колонии учитывались цветки. Количество цветков имеет прямую связь с общим состоянием колонии. При уменьшении их количества на оз. Большом Перешеечном отмечены процессы деградации растений: уменьшение занимаемой площади, большое количество засохших листьев, исчезновение надводных листьев. На рис. 2, *А* отражена динамика цветения лотоса на оз. Большом Перешеечном в 1991—2001 гг.

На оз. Кривом у дер. Сагибово самовосстановление началось в 1990 г. В 1992 г. здесь визуально отмечено 8 отдельных колоний. В 1993 г. зарегистрированы первые цветки, и с этого момента проводится их подсчет и схематично зарисовывается расположение колоний. Одна группа растений на озере обнаружена позже, в 1994 г., на удалении в 400 м и поэтому будет анализироваться отдельно.

Процессов сокращения количества цветков и уменьшения площади основных колоний на оз. Кривом в отличие от оз. Большое Перешеечное не наблюдается (рис. 2, *Б*, 3). Идет интенсивное увеличение количества цветков и площади, занимаемой колониями и надводными листьями. Часть колоний слилась. Из 8 колоний в 1992 г. к 2001 г. образовалось 3 больших и еще одна развилась новая. Отдельные растения и небольшие группы растений прекращали вегетацию. Небольшая отдельная колония выявлена на оз. Кривом в 1994 г. В это время в ней было отмечено 6 ювенильных растений на площади в 40 м^2. Первые цветки появились на 3-й вегетационный сезон. В 1997—2000 гг. цветки отсутствовали, в 2000 г. уменьшалась площадь колонии. В 2001 г. отмечено 500 цветков (рис. 4, 5).

Семенное восстановление на оз. Долгом относится к 1996—1997 гг. Учет лотоса проведен в 1999 г. Выявлено 9 отдельных колоний, из которых 4 имели цветки. В 2001 г. зарегистрировано 9 больших колоний с цветками и 33 маленьких, включая 12 ювенильных растений. Всходы текущего года отмечались ежегодно.



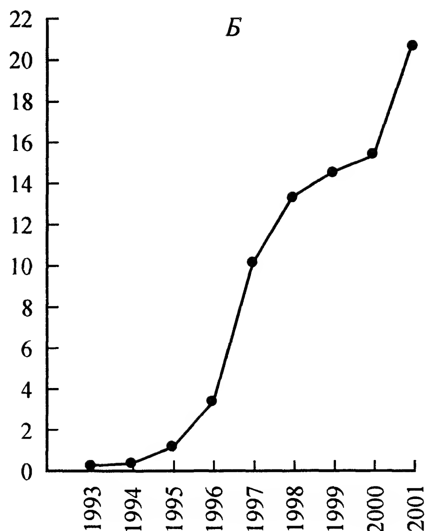


Рис. 2. Динамика цветения *Nelumbo komarovii.*

А — на оз. Большом Перешеечном, *Б* — на оз. Кривом. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — количество цветков, тыс. шт.

Колония лотоса на оз. Глубоком впервые посещена в 1999 г., здесь выявлено 4 цветка. Следовательно, первые всходы появились примерно в 1997 г. В дальнейшем отмечено увеличение количества генеративных побегов и площади (рис. 6, 7). В 2001 г. зарегистрировано 600 цветков.

Появление ювенильных растений на оз. Косом у дер. Казановка отмечено в 1997 г. В 2000 г. выявлено 3 цветка, в 2001 г. — 7.

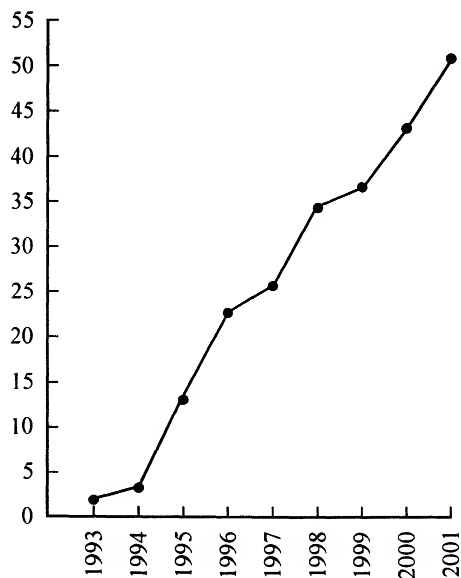


Рис. 3. Изменение площади, занятой *Nelumbo komarovii* на оз. Кривом.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — площадь, занятая колониями, тыс. м^2.

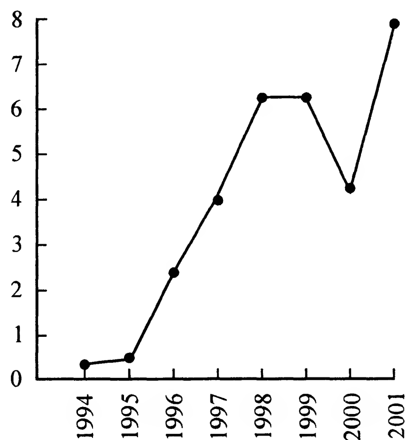


Рис. 4. Динамика площади отдельной колонии *Nelumbo komarovii* на оз. Кривом.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — площадь, занятая колониями, тыс. м^2.

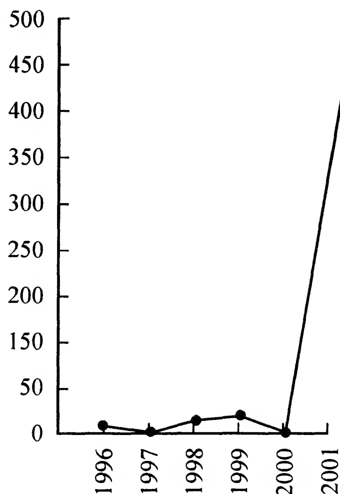


Рис. 5. Динамика цветения отдельной колонии *Nelumbo komarovii* на оз. Кривом.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — количество цветков, шт.

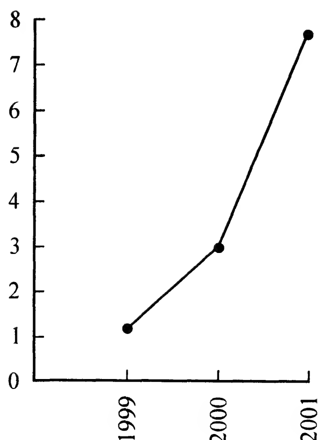


Рис. 6. Динамика площади, занятой *Nelumbo komarovii* на оз. Глубоком.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — площадь, занятая колониями, тыс. м^2.

Восстановление колонии на оз. Макарова началось в 1998 г., автором впервые посещена в 2001 г. В юго-западной части озера наблюдалась 1 большая колония с 50 цветками площадью 4000 м^2 и вегетирующими вокруг растениями на площади до 25 000 м^2.

Собраны данные по срокам цветения *Nelumbo komarovii* за 10-летний период. Крайние даты начала цветения — 15 VII и 24 VII. Средняя дата — 20 VII. По литературным данным, цветение *N. caspica* начинается с июня, а популяций *N. komarovii* на юге Приморского края, растущих у морского побережья, — с первых чисел августа до конца сентября (Ракова, 1988). В наших условиях крайние даты конца цветения — 17 VIII и 13 IX, а средняя — 3 IX.

Выводы

Процесс самовосстановления лотоса на озерах Архаринского р-на продолжается, так как этому способствуют сложившиеся благоприятные климатические условия. Несколько лет подряд сохраняется теплое с малым количеством осадков лето. На озерах преобладает нормальный и низкий уровень воды, что способствует ежегодному появлению всходов и успешной вегетации лотоса. На отдельных озерах наблюдаются индивидуальные процессы развития колоний, что проявляется в ежегодной гибели отдельных растений лотоса. Например, на оз. Большом Перешеечном из 10 ювенильных растений в 1988 г. продолжили вегета-

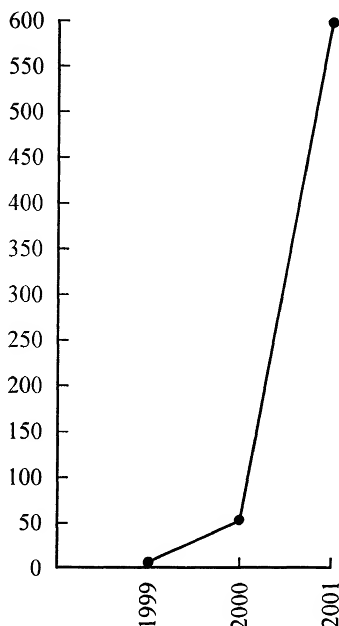


Рис. 7. Динамика цветения *Nelumbo komarovii* на оз. Глубоком.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — количество цветков, шт.

цию в 1989 г. 7 штук. Из 110 ювенильных растений в 1989 г. вегетировали в 1990 г. 28. Из 14 ювенильных растений в 1990 г. осталось вегетировать в 1991 г. 4. Больший отход растений происходит в первую зиму развития растения. Из 7 имматурных и 7 взрослых вегетативных растений в 1990 г. успешно вегетируют в 1991 г. 13 растений. Погибло всего одно растение. Из 7 взрослых вегетативных растений в 1990 г. в генеративную фазу вступило в 1991 г. только одно.

По наличию надводных листьев и количеству генеративных побегов можно определить состояние и прогнозировать дальнейшее развитие колонии, что подтверждается процессом развития колоний на озерах Кривом, Большом Перешеечном, Долгом.

Nelumbo komarovii восстановился в 6 озерах и общая тенденция развития колоний направлена на их увеличение. При сохранении благоприятных климатических условий его появление возможно еще в 6 озерах исследуемой территории, тех, где он рос ранее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Колесников Б. П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 104 с.

Колесников Б. П. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1963. Сб. 6. С. 158—182.

Комаров В. Л. Избранные сочинения. М.; Л., 1950. Т. 3. Ч. 2. 630 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Кудрин С. Г. Водные реликты Хинганского заповедника // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1461—1462.

Кудрин С. Г. Сосудистые растения Хинганского государственного природного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2000. 24 с.

Кудрин С. Г. Nelumbo komarovii Grossh. (*Nelumbonaceae*) на северной границе ареала // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Матер. III Рос. конф. Красноярск, 2001. С. 135—137.

Павленко Г. Е. Лотос Комарова на северной границе ареала // Флора Дальнего Востока. Благовещенск, 1977. С. 55—60.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Ракова М. В. К экологии цветения и плодоношения лотоса Комарова (*Nelumbo komarovii* Grossh.) на юге Приморья // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1988. С. 103—111.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Харкевич С. С. Общая часть // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 7—22.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 200 с.

Цвелёв Н. Н. Семейство *Nelumbonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 29—30.

SUMMARY

The results of long-term observations of restoration and development of *Nelumbo komarovii* at the nothern limit of its range are presented. The total number of lakes, where it occured formerly, is revealed — 12. It has restored in six lakes at present. The dynamics of development and changes in area, number of flowering stems for individual reservoires are expounded.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26(268.42)

© Р. М. Гогорев

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) БЕЛОГО МОРЯ. I. ПОДРОД *CHAETOCEROS*, СЕКЦИЯ *BOREALIA*

R. M. GOGOREV. THE TAXONOMIC REVIEW OF THE GENUS *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) OF THE WHITE SEA. I. SUBGENUS *CHAETOCEROS*, SECTION *BOREALIA*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.01.2003

Уточнены и расширены диагнозы 4 таксонов *Chaetoceros*. Проведено сравнение собственных и литературных данных по их морфологии. Обсуждаются вопросы морфологии и таксономии, а также сходство и различия между видами *C. borealis*, *C. concavicornis* и *C. volans* при отсутствии электронно-микроскопических данных. Приводятся данные по численности, пространственному и сезонному распространению видов *Chaetoceros* в Белом море, температурные и соленостные диапазоны, при которых эти виды обнаружены.
Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Chaetoceros*, подрод *Chaetoceros*, секция *Borealia*, таксономия, морфология, распространение, Белое море.

Род *Chaetoceros* Ehrenberg исследован нами в большинстве арктических морей России (Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых и Чукотское). Наиболее полно он представлен в Белом море, где обнаружено 40 из 49 видов, отмечаемых для российской Арктики. Беломорский материал, имеющийся в распоряжении автора, охватывает большинство районов моря и все вегетационные сезоны, что позволяет дать на его основе полные описания видов *Chaetoceros*, обнаруженных в арктических морях.

С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) изучена морфология 32 видов, в том числе для 19 получены новые данные по тонкому строению панциря и покоящихся спор, для 10 видов (*Chaetoceros constrictus*, *C. crinitus*, *C. holsaticus*, *C. ingolfianus*, *C. invisibilis*, *C. karianus*, *C. similis*, *C. subtilis*, *C. vanheurckii*, *C. volans*) электронно-микроскопические исследования проведены впервые. Данные, полученные с помощью СЭМ, позволили дополнить видовой состав рода, выявить и проиллюстрировать морфологическое строение изучаемых видов, а также существенно расширить диагнозы и пересмотреть старые описания найденных видов.

В данной статье представлены результаты изучения морфологии, таксономии и распространения 4 таксонов, относящихся к секц. *Borealia* подрода *Chaetoceros*. При описании морфологии видов использованы преимущественно собственные данные, при выявлении распространения видов в Белом море широко привлечены литературные данные (ссылки даны на основе публикации).

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили планктонные пробы, собранные автором из различных районов Белого моря: Кандалакшский залив (1989—2001 гг., 44 станции, 363 количественные и 37 сетных проб), Онежский залив (1992—2001 гг., 69 станций, 302 количественные и 89 сетных проб), Бассейн (1994—2002 гг., 11 станций, 21 количественная и 4 сетные пробы), Горло (1994 г.,

5 станций, 10 количественных и 1 сетная проба), Воронка (1994 г., 2 станции, 7 количественных и 2 сетные пробы). Частично использован материал рейса НИС «Иван Петров» 1991 г., собранный в Бассейне (1 станция, 1 сетная проба) и прилегающей части Двинского залива (7 станций, 7 сетных проб) и любезно предоставленный Всероссийским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО, г. Москва). Методы сбора, фиксации и обработки проб для световой и электронной микроскопии описаны ранее (Гогорев, 1995; Gogorev, Okolodkov, 1996; Гогорев, Макарова, 1999). Микрофотографирование в СЭМ марки JCM-35C осуществлено Л. А. Карцевой при участии автора.

Следуя системе F. Round с соавт. (1990) с изменением R. Crawford с соавт. (1994), род *Chaetoceros* вместе с *Bacteriastrum* Shadbolt относятся к сем. *Chaetocerotaceae* Ralfs и порядку *Chaetocerotales* Round et Crawford. Данное J. Ralfs (Pritchard, 1861) название сем. *Chaetocerotaceae* имеет приоритет перед названием *Chaetoceraceae* H. Smith 1872 как более корректное.

Диагнозы видов *Chaetoceros* составлены по схеме стандартных диагнозов таксонов диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Предложения..., 1977), которая предусматривает включение в описание наибольшего числа признаков. Использована терминология, предложенная в работах «Предложения...» (1977), Р. Росс и др. (1983), «Диатомовые водоросли...» (1988), а также ряд специальных терминов, предложенных J. Rines, P. Hargraves (1988) для рода *Chaetoceros* и уточненных D. Hernández-Becerril (1996). Для каждого таксона приводятся первоисточник описания, изображение, библиография работ, содержащих наиболее полные описания и иллюстрации, основные синонимы, распространение в Белом море и краткие экологические сведения.

Трактовка некоторых терминов потребовала уточнения. Для более точного описания щетинки, основного морфологического элемента панциря *Chaetoceros*, предлагается новый термин пристворочная часть щетинки, которая представляет собой расширенную часть щетинки, прилегающую непосредственно к поверхности створки, имеющую перфорированность кремнеземной стенки, характерную для остальной части щетинки и продолженную часто на лицевой части и загибе створки. Этот элемент структуры более заметен с внутренней поверхности створки (у некоторых видов даже в СМ). Он имеет крупные размеры у видов подрода *Chaetoceros*, занимая до 1/2 и более поверхности створки; у большинства видов подрода *Hyalochaete* практически совпадает с диаметром внутреннего отверстия щетинки. Пристворочную часть щетинки следует отличать от базальной части щетинки.

Термин аннулюс предлагается использовать как более краткий вариант термина центральное гиалиновое поле в понимании D. Hernández-Becerril (1996).

Термин базальная часть щетинки используется для обозначения части щетинки между ее пристворочной частью и точкой слияния (пересечения) с щетинкой смежной створки. Эта часть с наружной поверхности бесструктурная и внешне обычно отличается от остальной части щетинки (может иметь меньший диаметр, у конечных и промежуточных несоединенных щетинок часто наблюдается заметный изгиб или расширение в месте перехода от базальной к основной части щетинки). В данной работе этот термин используется несколько в ином смысле, чем у J. Rines, P. Hargraves (1988), которые определяют базальную часть как расположенную от точки начала щетинки на поверхности створки до точки слияния со смежной щетинкой.

Термин центральный вырост характеризует трубковидный или щелевидный вырост, открытый с обеих сторон, расположенный в центре или почти в центре лицевой части створки, заметный в СМ только у некоторых видов и достоверно различимый лишь с использованием ЭМ методов. Вырост присутствует на всех створках у видов подрода *Chaetoceros* и только на конечных створках у видов подрода *Hyalochaete*. В литературе часто ставится знак равенства между центральным и двугубым выростами, однако не для всех видов доказана истинно двугубая структура центрального выроста. Согласно R. Ross с соавт. (1979), двугубым считается вырост, имеющий внешнюю часть в виде трубки, проходящий через стенку створки, и внутреннюю часть в виде

уплощенной трубки или продольной щели, часто, но не всегда окруженной двумя «губами». J. Rines, P. Hargraves (1988) применяют этот термин с уточнением, что это римопортула, однако также согласны с мнением D. Evensen, G. Hasle (1975) о том, что центральные выросты варьируют по форме от простой трубки, проходящей через стенку створки, до редуцированного двугубого выроста. В нашем понимании обсуждаемый термин соответствует термину двугубый вырост, однако во избежание двусмысленности при наличии соответствующих морфологических данных используем термин центральный вырост с уточнением — центральный двугубый вырост или центральный вырост с истинно двугубой структурой.

Результаты и обсуждение

Порядок *CHAETOCEROTALES* Round et Crawford

Сем. *CHAETOCEROTACEAE* Ralfs in Prichard

Род *CHAETOCEROS* Ehrenberg

Подрод *CHAETOCEROS* (*Phaeoceros* Gran)

Виды грубопанцирные, сильно окремненные. Клетки одиночные, либо в коротких или длинных цепочках. Панцири равно- или разностворчатые, с толстыми, очень длинными щетинками. Хлоропласты в виде мелких многочисленных зерен расположены в полости клетки и в большинстве щетинок. Створки перфорированы порами, на лицевой части иногда имеются утолщения или радиальная структура ребер и аннулюс; вырост на каждой створке, обычно один, центральный или смещенный к одной из сторон створки, трубчатый или уплощенный снаружи, отверстие выроста с внутренней поверхности округлое или эллиптическое. Одна пара щетинок на створку; щетинки многоугольные или округлые в сечении, с хорошо развитыми шипиками, перфорированы рядами пор, иногда имеют поперечные ребра с внутренней поверхности. В пределах цепочки щетинки могут быть 1—2 типов: конечные, расположенные на конечных створках, обычно более грубые, а также промежуточные щетинки. Покоящихся спор не образуют. Большинство видов океанические.

Секц. *Borealia* Ostenfeld 1903

Панцири равностворчатые. Окна в цепочках небольшие. Центральный вырост относительно небольшой. Щетинки прямые, прямоугольные в сечении, расходятся обычно во всех направлениях. Конечные щетинки не отличаются от промежуточных.

1. *Chaetoceros borealis* Bailey

Панцири сильно окремненные; с пояска прямоугольные или почти 8-угольные, с закругленными углами. Поясок изменчив по высоте, от узкого до широкого, либо отсутствует. Окна довольно высокие, 6—7 мкм выс., но небольшие в сравнении с размерами клеток, от эллиптических до четко или округло шестиугольных.

Створки от эллиптических до широкоэллиптических, выпуклые. Загиб створки высокий, перфорирован нерегулярно расположенными мелкими порами. Граница между загибом и пояском прямая, неясная в СМ и отчетливая в СЭМ, без бороздки по краю. На лицевой части створки иногда есть едва видимая радиальная структура ребер, аннулюс отсутствует или незаметен. Центральный вырост небольшой, 0.8—1.4 мкм шир. и 0.4—1.2 мкм выс., в виде уплощенной усеченной трубки с открытым отверстием, в виде узкой щели с наружной поверхности створки и в виде овальной щели изнутри, расположен несколько эксцентрично (с внутренней поверхности

почти на линии, соединяющей края отверстий щетинки), при этом уплощенной частью располагается чаще в направлении апикальной оси. С внутренней стороны вокруг центрального выроста иногда наблюдается небольшой аннулюс, вытянутый в трансапикальном направлении. По краю створки гиалиновый гребень, иногда мелкие вытянутые шипики.

Щетинки длинные, 240—540 мкм дл., толстые и грубые, 2.1—4.4 мкм в диам., располагаются далеко от края створки; округлые в сечении в проксимальной части, далее становятся прямоугольными в сечении (иногда шестиугольными); кончик заостренный, 2.2—2.5 мкм в диам. Пристворочные части щетинок округлые, четко очерченные, крупные, 12—16 мкм в диам., до 1/2 лицевой части створки (40—60 %), перфорированы нерегулярно расположенными редкими мелкими порами, которые охватывают пристворочную часть двумя кольцами. Базальная часть короткая, не более 1—2 диаметров щетинки. Точка соединения промежуточных щетинок несколько или сильно отступает от края цепочки. На каждой грани щетинки 2—14 продольных рядов пор, 11—12 пор в 1 мкм; изнутри поперечные ребра, между которыми 1—2 поперечных ряда пор, 12 пор в 1 мкм, иногда ребра занимают только центральную часть грани. По углам щетинки расположены довольно длинные шипики, ближе к основанию до 2.7 мкм дл., в средней части щетинки — до 4.2—9.0 мкм дл.; расстояние между шипиками увеличивается от 2.8—2.9 мкм в проксимальной части щетинки до 6.1—16.8 мкм в ее средней части. Тонкая структура конечных и промежуточных щетинок одинакова. Промежуточные щетинки ориентированы обычно перпендикулярно к оси цепочки, затем расходятся под углом 50—80° и часто пересекают друг друга. Конечные щетинки расположены под углом 30—70° к оси цепочки. В проекции со створки промежуточные щетинки отходят обычно под углом 15—20° к апикальной оси.

Chaetoceros borealis f. *borealis* (табл. I, *1—5*)

Bailey, 1854 : 8, figs. 22, 23; Cleve, 1873 : 12, fig. 7b—e; 1897 : 20, pl. 1, fig. 1; Gran, 1897 : 10; 1904 : 533, fig. 5, 6; 1905 : 73, fig. 87; Peragallo, Peragallo, 1897—1908 : 476, pl. 127, fig. 2; Okamura, 1907 : 90, pl. 3, figs 18—20; Meunier, 1910 : 214, pl. 24, figs 5—7; Ostenfeld, 1910 : 272, fig. 8; Hustedt, 1930 : 661, fig. 375; Lebour, 1930 : 117, fig. 83; Усачев, 1946 : 380; Cleve-Euler, 1951 : 95, fig. 181; Helmcke, Krieger,[1] 1954* : 9, figs 120—122; Прошкина-Лавренко, 1955 : 148; Brunel, 1962 : 97, pl. 15; Hendey, 1964 : 120, pl. 18, fig. 2; Drebes, 1974 : 67, fig. 51; Evensen, Hasle, 1975* : 158, figs 12—14; Pankow, 1976 : 94, pl. 9, fig. 6; Rines, Hargraves, 1988 : 45, fig. 93; Hasle, Syvertsen, 1996 : 198, pl. 39; Гогорев, Макарова, 1999*, табл. 4, рис. 1—3. — *Chaetoceros borealis* var. *brightwellii* Cleve, 1873 : 12, fig. 7a; Peragallo, Peragallo, 1897—1908 : 477, pl. 127, fig. 3. non *Chaetoceros borealis* Bailey in Desikachary et al., 1987, pl. 356, figs 1, 7.

Цепочки прямые, не скрученные, короткие (до 12 клеток), обычно из 2—4 клеток. Клетки 18—42 мкм шир., 14—43 мкм выс.

Распространение в Белом море: встречается часто, на большей части моря, обычный вид в Кандалакшском заливе и Бассейне; наблюдался в Воронке (Лумбовский зал.), Горле, Бассейне, Кандалакшском заливе (губа Чупа, прол. Вел. Салма, губа Ковда, губа М. Пирью) и северной части Онежского залива (острова Рус. Кузов, Соловецкие, Анзерский, Парусный, М. Заяцкий, Жижгинский, м. Печак, губа Троицкая, губа Кирилловская, губа Капельская), по литературным данным, отмечен также в Мезенском заливе. Приведен ранее: Киселев, 1925, 1939, 1957; Гостиловская, 1948; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Голикова и др., 1972; Хлебович, 1974; Житина, 1981; Семина, Сергеева, 1983; Лихачева, 1991; Сарухан-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995; Гогорев, Макарова, 1999; Rat'kova, 2000.

Экология: встречался в небольшом количестве, в апреле—сентябре (в апреле—июне единично, в июле—сентябре 100—200 кл/л), при температуре 0.5—16.0 °С

[1] Здесь и далее «*» — публикации, содержащие ЭМ данные по морфологии данного вида.

и солености 23.5—(32)33.3 ‰. По литературным данным, отмечен вплоть до декабря, в диапазоне температур -1.5—+22.0°, обычно 10—16 °С, и солености 10—30, обычно 16—30 ‰.

Chaetoceros borealis f. *solitaria* Cleve, 1897b : 299; Gran, 1904 : 535; 1905 : 74; Meunier, 1910, pl. 24, fig. 4 (табл. I, *6*).

Клетки одиночные или в парах, обычно более грубые, 15 мкм шир., 32 мкм выс.

Распространение в Белом море: встречается реже типовой формы, обычно в открытой части Бассейна, в Кандалакшском заливе (губа Чупа). Приведена ранее: Киселев, 1925, 1939; Гостиловская, 1948; Кольцова, 1971; Хлебович, 1974; Семина, Сергеева, 1983.

Экология: f. *solitaria* отмечалась единично, в июне—августе (по литературным данным, также в октябре и декабре), при температуре 6—18 °С и солености 20.5—26.5 ‰.

География: аркто-бореальный вид. Распространен в морях Норвежском, Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском, Чукотском, Бофорта, Лабрадорском, Беринговом, Охотском, Японском, в северной части Тихого океана, в Арктическом бассейне, в заливах Гудзоновом, Баффиновом, Фробишер и Наррагансет, в проливах Гудзоновом и Девиса, в водах Канадской Арктики. Приводится для Черного и Балтийского морей.

Многие авторы отмечают некоторое или полное сходство в морфологии данного вида с *C. concavicornis* (секц. *Peruviana* Hern-Bec.) и то, что в северных холодноводных областях встречаются промежуточные формы, включающие признаки обоих видов, иногда в пределах одной цепочки (Gran, 1904; Braarud, 1935; Holmes, 1956). Основываясь на подобных находках, T. Braarud (1935) предложил считать *C. concavicornis* формой *C. borealis*, а промежуточные между ними формы отнести к *C. borealis* f. *varians*, выделенной H. Gran (1904) из Северной Атлантики. Изучение обширного материала из различных морей показало, что *C. borealis* f. *varians*, *C. concavicornis* и *C. volans* сходны (особенно в СМ) по многим морфологическим признакам, однако данные СЭМ позволяют разграничить эти таксоны (см. таблицу). В беломорском материале f. *varians* часто наблюдалась в СМ, однако в СЭМ идентифицировались только *C. concavicornis* и *C. volans* (секц. *Peruviana*). Поскольку морфологической особенностью *C. borealis* является равностворчатость панциря, промежуточные между *C. borealis* и *C. concavicornis* формы, обладающие в большей или меньшей степени разностворчатым панцирем, следует относить к *C. volans*. На основе сравнения и анализа морфологических особенностей предлагаем считать *C. borealis* f. *varians* синонимом *C. volans*.

Отмечаемая в Белом море одноклеточная форма *C. borealis* f. *solitaria*, которую T. Braarud (1935) относил к типовой форме вида, рассматривается как самостоятельная до тех пор, пока не будет изучена в СЭМ, и морфологические исследования не подтвердят или опровергнут самостоятельность таксона. К сожалению, нам не удалось изучить морфологию одноклеточной формы в СЭМ.

Оригинальные данные по морфологии *C. borealis* хорошо согласуются с данными других авторов (Evensen, Hasle, 1975; Rines, Hargraves, 1988). Однако нельзя согласиться с утверждением D. Evensen, G. Hasle (1975, p. 158), что тонкая структура створки и форма центрального выроста у *C. borealis* и *C. concavicornis* идентичны. Они характеризуются 2 рядами пор между поперечными ребрами с внутренней стороны щетинки, что подтверждается и нашими данными, но различаются структурой щетинки с наружной стороны, в частности у *C. borealis* на дистальной части щетинки обычно расположены 2 продольных ряда пор в отличие от многочисленных рядов у *C. concavicornis*. Число рядов пор между поперечными ребрами на щетинках, наблюдаемых на материале из Белого моря, не соответствует таковому у J.-G. Helmcke, W. Krieger (1954). Поэтому мы согласны с D. Evensen, G. Hasle (1975) в том, что на иллюстрациях в работе J.-G. Helmcke и W. Krieger изображен *C. eibenii*. Центральные выросты довольно заметно различаются по форме и по расположению на створке: у *C. borealis* вырост уплощенной частью расположен чаще в направлении апикальной оси, у *C. conca-*

Отличительные морфологические признаки *Chaetoceros borealis* f. *borealis*, *C. borealis* f. *varians*, *C. concavicornis*, *C. volans*

Признак \ Таксон	*C. borealis* f. *borealis*	*C. borealis* f. *varians*	*C. concavicornis*	*C. volans*
Вид клеток с пояска	Прямоугольные или почти 8-угольные, с закругленными углами	Большинство клеток прямоугольные или почти 8-угольные. Верхняя клетка с округлой верхней створкой и прямоугольной нижней	Верхняя створка округлая с весьма выпуклой поверхностью, нижняя — прямоугольная с плоской поверхностью	Верхняя створка округлая с весьма выпуклой поверхностью, нижняя — прямоугольная с плоской поверхностью
Форма окон	От эллиптических до четко или округло 6-угольных	От эллиптических до округло-трапециевидных	Округло-трапециевидные	Трапециевидные
Высота окон, мкм	Довольно высокие, 3.5—8.5	Довольно высокие	Довольно высокие, 2.6—10.0	Высокие, до 7.4
Начало щетинок	Далеко от края створки	Вблизи центра на верхней конечной створке, далеко от края створки на других	Вблизи центра на верхней створке, на середине между центром створки и ее краем на нижней	Вблизи центра на верхней створке, на середине между центром створки и ее краем на нижней
Число продольных рядов пор на щетинке	2—14	—	5—9	6—7
Число пор в 1 мкм	11—12	—	5—7	7—8
Число поперечных рядов пор на щетинке	1—2	—	2	1
Число пор в 1 мкм	12	—	8—10	6—(10)
Направление щетинок относительно оси цепочки (плоскости створки)	Промежуточные щетинки перпендикулярны, затем под углом 50—80°. Конечные щетинки — под углом 30—70°	Почти перпендикулярны или под небольшим углом	Плавно изгибаются к нижнему концу цепочки под углом 5—70°, обычно 40—60°	Перпендикулярны или под углом до 20°

vicornis — обычно в направлении трансапикальной оси. Можно предположить, что D. Evensen, G. Hasle (1975) в некоторых случаях скорее всего наблюдали *C. concavicornis*, а не *C. borealis*. Полагаем, что отмечаемые различия можно использовать для разграничения этих видов при изучении в СЭМ.

Наличие двух колец редких мелких пор, охватывающих пристворочную часть щетинок, отмечают в своей работе D. Evensen, G. Hasle (1975), но отрицает D. Hernández-Becerril (1996). Результаты наших наблюдений подтверждают данные D. Evensen, G. Hasle (1975).

Диапазон длины шипиков, расположенных на щетинках, в нашем материале значительно шире (2.7—9.0 мкм дл.), чем по данным (5—6 мкм) J. Rines, P. Hargraves (1988).

Нерешенным остается вопрос о направлении промежуточных щетинок в проекции со створки. На рисунках H. Gran (1905) щетинки располагаются под равным углом друг к другу и под углом 30—40° к апикальной оси; у A. Meunier (1910) одна пара ще-

тинок параллельна апикальной оси, другая почти перпендикулярна, что характерно для *C. concavicornis*. В беломорском материале щетинки *C. borealis* отходят обычно под углом 15—20° к апикальной оси. Вероятно, данный признак довольно изменчив и зависит от местных физико-химических условий.

2. *Chaetoceros densus* (Cleve) Cleve (табл. I, *7*, *8*)

Cleve, 1901 : 299; Gran, 1904 : 531, fig. 2; 1905 : 67, fig. 79; Okamura, 1907 : 89, pl. 3, figs 16, 17; Meunier, 1910 : 217, pl. 24, figs 15, 16; 1913 : 14, pl. 1, figs 14—28; Hustedt, 1920, pl. 325, fig. 9; 1930 : 651, fig. 368; Lebour, 1930 : 115, fig. 81; Cleve-Euler, 1951 : 96, fig. 81; Прошкина-Лавренко, 1955 : 149, рис. 61; Chu, Kuo, 1957 : 73, fig. 29; Hendey, 1964 : 120, pl. 17, fig. 1; Drebes, 1974 : 64, fig. 48; Rines, Hargraves, 1988 : 50, figs 100, 101; Hasle, Syvertsen, 1996 : 201; Hernández-Becerril, 1996* : 10, pls 8, 9; Hernández-Becerril, Granados, 1998 : 507, fig. 4. — *Chaetoceros borealis* var. *densus* Cleve, 1897a : 20, pl. 1, figs 3, 4; Peragallo, Peragallo, 1897—1908 : 477, pl. 127, fig. 1. — *C. borealis* var. *brightwellii* Cleve, 1873 : 12, pl. 2, fig. 7b—e.

Клетки, 6—18 мкм шир., 4—16 мкм выс., соединяются в прямые сильно окремненные цепочки, несколько скрученные вокруг ее оси. С пояска клетки прямоугольные или почти 8-угольные. Окна узколанцетовидные или щелевидные, небольшие, 1.5—2.0 мкм выс. Поясок узкий, менее 1/3 высоты клетки.

Створки от эллиптических до почти округлых, выпуклые. Загиб створки высокий, обычно более 1/3 высоты клетки. Граница между пояском и загибом створки прямая, ясно видимая, с бороздкой по ее краю. Центральный вырост небольшой, в виде невысокой трубки с наружной стороны и овального отверстия с внутренней, расположен в центре створки.

Щетинки толстые, округлые в базальной части и прямоугольные в сечении в проксимальной части, начинаются слегка отступя внутрь от края цепочки. Пристворочные части щетинок крупные, овальные по форме, перфорированы нерегулярно расположенными порами. На каждой грани щетинки 4—9 продольных рядов пор, 6—8 в 1 мкм. По краям щетинки — редко расположенные шипики, небольшие в средней части и довольно длинные к кончику, 3.5—4.0 мкм дл.; расстояние между ними 8—9 мкм. Щетинки перпендикулярны к оси цепочки или слегка наклонены к концам цепочки, расходятся точно вдоль апикальной плоскости под углом около 30°. Конечные щетинки изгибаются к концам цепочки.

Р а с п р о с т р а н е н и е в Б е л о м м о р е: встречается редко, в Бассейне, Кандалакшском (губа Чупа) и Онежском заливах. Приведен ранее: Rat'kova, 2000.

Э к о л о г и я: встречался в небольшом количестве, в мае—августе, при температуре 8.5—12.0 °С и солености 26—29 ‰.

Г е о г р а ф и я: космополит, наиболее обычный в бореальной зоне. Распространен в морях Черном, Средиземном, Гренландском, Баренцевом, Карском, Лаптевых, Чукотском, Лабрадорском, Беринговом, Охотском, Японском, Желтом, Яванском, в северной части Атлантического и Тихого океанов, в Арктическом бассейне, в заливах Калифорнийском, Гудзоновом, Баффиновом, Фробишер, Наррагансет и Мексиканском, в проливах Гудзоновом и Девиса, в водах Канадской Арктики, западной Африки, Антарктики (моря Уэддела и Беллинсгаузена, зал. Адмиралтейства).

Наблюдали только при просмотре в СМ; в СЭМ данный вид изучен не был. Возможно, имеется путаница с определением вида в СМ, так как наблюдается внешнее сходство между короткими цепочками *Chaetoceros danicus* и *C. densus.*

3. *Chaetoceros danicus* Cleve (табл. II, *1*—*9*)

Gran, 1897 : 11; 1905 : 70, fig. 83; Peragallo, Peragallo, 1897—1908 : 497, pl. 127, fig. 1; Meunier, 1913 : 16, pl. 1. figs 19—26; Ikari, 1928 : 247, fig. 1; Hustedt, 1921, pl. 342, fig. 9; 1930 : 659; fig. 373; Lebour, 1930 : 124, fig. 89; Gran, Angst, 1931 : 470, fig. 51; Cupp, 1943 : 109, fig. 65; Cleve-Euler, 1951 : 96, fig. 185; Прошкина-Лавренко, 1955a : 147, рис. 60; Okuno, 1956* : 187, pl. 3; 1970, pl. 651; Brunel, 1962 : 88, pl. 11,

figs 1—6; Макарова, 1962 : 51, табл. 5, рис. 1—5; Hendey, 1964 : 122, pl. 10, fig. 5; Drebes, 1974 : 66, fig. 50; Pankow, 1976 : 92, fig. 135; Koch, Rivera, 1984* : 71, figs 53—56; Rines, Hargraves, 1988 : 49, figs 95—99; Коновалова и др., 1989 : 39, рис. 11, 1; Hasle, Syvertsen, 1996 : 195, pl. 38; Hernández-Becerril, 1996* : 16, pls 13, 14; Hernández-Becerril, Granados, 1998* : 509, fig. 14; Гогорев, Макарова, 1999*, табл. 4, рис. 4—9. — *Chaetoceros eibenii* Grun. f. *solitaria* Wołoszynska, 1935 : 107, figs 3, 4.

Клетки одиночные, редко в коротких цепочках из 2—3 клеток. Ширина клеток 7—27 мкм, высота 8—28 мкм, ширина по трансапикальной оси 8—28 мкм. Панцири сильно окремненные, с пояска округло прямоугольные. Окна в цепочках узкие, невысокие, 6.5 × 1.2 мкм, ланцетовидные, иногда отсутствуют. Поясок узкий.

Створки от эллиптических до широкоэллиптических; обычно сильно выпуклые. Загиб створки высокий, до 1/3 высоты клетки и более, перфорирован нерегулярно расположенными порами, не всегда заметными. Граница между пояском и загибом четкая, в виде небольшой борозды. Лицевая часть створки перфорирована нерегулярно расположенными мелкими порами; на ней иногда заметна слабая радиальная структура ребер, аннулюс отсутствует или невидим. Центральный вырост небольшой, 0.3 мкм в диам. и 0.3—1.3 мкм выс., часто едва возвышается над поверхностью створки; внешняя часть в виде короткой, округлой или плоской трубочки, открытой на конце, изнутри отверстие овальной формы с утолщениями по краю, которые лучше заметны в ТЭМ; расположен в центре створки в небольшом углублении, изредка несколько сдвинут трансапикально.

Щетинки длинные (до 260 мкм), грубые, толстые, 1.3—2.7 мкм в диам., начинаются немного отступив от края створки; в базальной части округлые в сечении, далее почти сразу становятся прямоугольными и увеличиваются в диаметре до 2.4—3.2 мкм; к кончику щетинка утончается до 0.8—1.2 мкм, кончик удлиненный, прямо заостренный. В цепочках щетинки соединяются почти у пристворочной части, точка соединения почти на границе цепочки; однако соединение щетинок непрочное, вероятно щетинки не спаяны, как у большинства видов *Chaetoceros*, а соединяются с помощью органических веществ (слизи); цепочки легко распадаются и появляются характерные одиночные клетки. Пристворочные части щетинок большие, 5.0—5.7 × 3.0—4.2 мкм (32—39 % лицевой части створки), округлые или вытянутые в направлении апикальной оси, перфорированы (как и поверхность створки) нерегулярно разбросанными порами, изнутри заметны небольшие продольные ребра. Тонкая структура сходна со структурой других видов этой секции. На каждой грани продольные ряды (2—4) крупных пор, 5—9 в 1 мкм, начинающихся почти от основания; изнутри крупные поперечные ребра, 4 в 1 мкм, между которыми 2 ряда пор, 14 в 1 мкм. По углам щетинки через 1—1.5 мкм ширины клетки начинаются крупные шипики, расположенные по спирали и постепенно увеличивающиеся в длине до 1.2—2.3 мкм; расстояние между шипиками 3—6 мкм. Ряды пор и шипики идут до самого кончика щетинки. С пояска щетинки направлены перпендикулярно к оси цепочки; у одноклеточных экземпляров иногда в проксимальной части плавно загибаются в сторону другой створки, в результате этого щетинки скрещены друг с другом. В цепочках конечные щетинки перпендикулярны к оси цепочки, промежуточные щетинки направлены к одному из концов цепочки, под углом 75—85° к оси цепочки, затем становятся параллельными конечной щетинке. Со створки щетинки слегка отклоняются от апикальной оси, до 15—20°, затем приблизительно в месте появления шипиков плавно изгибаются и становятся параллельными апикальной оси; таким образом каждая щетинка слегка S-образно изогнута.

Распространение в Белом море: встречается часто, в Кандалакшском (губа Чупа, пролив Вел. Салма, губа Ковда, губа М. Пирью) и Онежском заливах (Соловецкие о-ва, острова Анзерский, Парусный, губа Троицкая), в Бассейне и Воронке, отсутствует в Двинском заливе. Приведен ранее: Levander, 1915—1916; Киселев, 1925, 1939, 1957; Гостиловская, 1948; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Голикова и др., 1972; Хлебович, 1974; Житина, 1981, 1990; Семина, Сергеева, 1983; Житина, Михайловский, 1990; Лихачева, 1991; Сарухан-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995; Гогорев, Макарова, 1999; Rat'kova, 2000.

Экология: встречался в небольшом количестве, в июне—сентябре (в июне до 100 кл/л, в июле и сентябре единично, в августе 100—3500 кл/л), при температуре 4.5—16.0 °С и солености 20—32 ‰. По литературным данным, отмечен вплоть до ноября в диапазоне температур –1.5—+18 °С и солености 11—30, обычно 25—30 ‰, преимущественно глубже 10 м, иногда довольно обилен, обычно в августе.

География: аркто-бореально-тропический вид, обычный в бореальной зоне и субарктических районах, в других редкий. Распространен в морях Балтийском, Черном, Средиземном, Норвежском, Гренландском, Баренцевом, Карском, Лаптевых, Чукотском, Лабрадорском, Беринговом, Охотском, Японском, в северной части Тихого океана, в заливах Калифорнийском, Гудзоновом, Фробишер и Наррагансет, в проливах Гудзоновом и Девиса.

Панцири сильно окремненные и в области пояска, поэтому при изучении в СЭМ целые панцири встречаются часто. Отличительная особенность данного вида — соединение створок. В каждом панцире створки соединяются так, что в проекции со створки элементы этих створок лежат не друг под другом, как это известно для большинства видов *Chaetoceros*, а с некоторым сдвигом (табл. II, *1—3*). В результате этого, например, щетинки одной стороны клетки расположены в проекции со створки под углом 30—90° друг к другу. Для беломорского материала характерны экземпляры с углом расхождения щетинок, близким к 90°.

В некоторых работах поверхность створки характеризуется как плоская или слегка выпуклая (Hasle, Syvertsen, 1996; Hernández-Becerril, 1996; Rines, Hargraves, 1988), что не согласуется как с нашими данными (табл. II, *2*), так и с иллюстративным материалом, приведенным в этих работах. Вероятно, их интерпретация границы между лицевой частью створки и ее загибом отличается от нашей. Действительно, при наблюдениях в СМ поверхность створки кажется плоской вследствие того, что основания щетинок, перпендикулярных в большинстве случаев оси цепочки, зрительно приподнимают углы створки. Однако данные СЭМ четко показывают, что поверхность створки довольно сильно выпуклая. Это положение считаем важным, поэтому в диагноз вида внесли изменения по этому морфологическому признаку.

Мнение G. Hasle, E. Syvertsen (1996) о том, что щетинки начинаются от углов створки, опровергается данными D. Hernández-Becerril (1996) и полученными нами. В описании вида D. Hernández-Becerril (1996) приводит один ряд пор между поперечными ребрами на щетинках, однако наши данные показывают наличие 2 хорошо различимых рядов пор.

Судя по рисункам J. Wołoszynska (1935), приведенные ею описания *Chaetoceros eibenii* Grun. f. *solitaria* и типовой формы следует относить к *C. danicus*.

В Белом море *C. danicus* довольно постоянный по форме вид, проявляет небольшую морфологическую изменчивость. По сравнению с данными D. Hernández-Becerril (1996) кончик щетинки в нашем материале несколько иной формы и с иным расположением шипиков. Большая изменчивость проявляется в сравнении с материалом из южных морей России. Так, в Черном море *C. danicus*, обычный и часто встречающийся вид, при наблюдениях в СЭМ имеет несколько иную морфологию панциря и часто аналогичен по форме и размерам *C. densus*, который иногда присутствует одновременно в планктоне. Также часто проявляется изменчивость в угле расхождения щетинок от апикальной плоскости в цепочках. В нашем материале этот угол близок к 90°, на экземплярах в работе J. Rines, P. Hargraves (1988) щетинки расходятся под малым углом: 5—20°.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гогорев Р. М. Видовой состав фитопланктона губы Чупа Белого моря // Новости сист. низш. раст. СПб., 1995. Т. 30. С. 7—13.

Гогорев Р. М., Макарова И. В. Род *Chaetoceros* Ehr. (*Bacillariophyta*) в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 31—40, 169—172.

Голикова Г. С., Кривоносова Н. М., Медведев В. С., Нагаева Г. А. Диатомовые водоросли во взвеси в северной части Белого моря // Процессы развития и методы исследования прибрежной зоны моря. М., 1972. С. 155—173.

Гостиловская М. И. Фитопланктон Гридинской губы Белого моря // Работы Морск. биол. станц. Карело-Финск. гос. ун-та. 1948. Вып. 1. С. 93—103.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Отв. ред. И. В. Макарова. Л., 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.

Житина Л. С. Вертикальное распределение фитопланктона в Белом море // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1981. № 1. С. 63—68.

Житина Л. С., *Михайловский Г. Е.* Ледовая и планктонная флора Белого моря как объект мониторинга // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. М., 1990. С. 41—49.

Киселев И. А. Фитопланктон Белого моря // Исследования русских морей. 1925. Вып. 2. № 105. 43 с.

Киселев И. А. Фитопланктон Малой Пирью-губы Белого моря как показатель опресняющего влияния реки Умбы // Тр. гос. гидролог. ин-та. 1939. Вып. 8. № 18. С. 201—216.

Киселев И. А. Особенности распределения фитопланктона в Белом море // Материалы по комплексному изучению Белого моря. М.; Л., 1957. Вып. 1. С. 282—304.

Кокин К. А., *Кольцова Т. И.*, *Хлебович Т. В.* Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 499—509.

Кольцова Т. И. Эколого-флористическое изучение фитопланктона Белого моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1971. 20 с.

Коновалова Г. В., *Орлова Т. Ю.*, *Паутова Л. А.* Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 160 с.

Лихачева Н. Б. Видовой состав фитопланктона эстуария реки Нильма (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 95—110.

Макарова И. В. Материалы к изучению ископаемых спор видов рода *Chaetoceros* Ehr. // Ботанические материалы Отдела споровых растений Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1962. Т. 15. С. 41—57.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.-Л., 1955. 222 с.

Росс Р., *Кокс А.*, *Караева Н. Ш.*, *Манн Д. Г.*, *Паддок Т. Б.*, *Симонсен Р.*, *Симс П. А.* Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водрослей // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1983. № 5. С. 66—76.

Сарухан-Бек К. К., *Радченко И. Г.*, *Кольцова Т. И.* Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 111—120.

Семина Г. И., *Сергеева О. М.* Планктонная флора и биогеографическая характеристика фитопланктона Белого моря // Экология и физиология животных и растений Белого моря. М., 1983. С. 3—17.

Сергеева О. М. Распределение фитопланктона в бассейне Белого моря в июле 1972 г. и в августе 1973 г. // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 82—94.

Усачев П. И. Фитопланктон по сборам дрейфующей экспедиции на л/п «Г. Седов» 1937—1939 гг. // Тр. Дрейф. эксп. Главсевморпути на ледок. парох. «Г. Седов» 1937—1940 гг. М.; Л., 1946. Т. 3. Биология. С. 371—397.

Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974. С. 56—64.

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323—354.

Bailey J. W. Notes of new American species and localities of microscopical organisms // Smithsonian Contributions to Knowledge. 1854. Vol. 7. N. 3. P. 1—16.

Braarud T. The «øst» expedition to the Denmark Straight 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth // Hvalråd. Skr. Oslo, 1935. Vol. 10. P. 1—173.

Brunel J. Le phytoplancton de la Baie des Chaleurs. Montréal. 1962. 365 p.

Chu S. P., *Kuo Y. C.* Studies on the genus *Chaetoceros* Ehrenberg from the fishing ground of the mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn), off the Shantung coast from Che-foo to Weihai. I. A systematic study // Oceanol. Limnol. Sin. 1957. Vol. 1. N 1. P. 27—94.

Cleve P. T. On diatoms from the arctic Sea // Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1873. Bd 1. N 13. P. 1—28.

Cleve P. T. Pelagiske diatomeer från Kattegat // Det evidenskabelige Udbytte af Kanonbaaden «Hauchs» Togter i de danske Have indenfor Skagen i Aarene 1883—86. Pt I. 1889. P. 53—56.

Cleve P. T. A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries and on the periodical changes of the plankton of Skagerak. Uppsala, 1897a. 28 p.

Cleve P. T. Report on the phytoplankton collected on the expedition of H. M. S. «Research» 1896 // Fifteenth Annual Report of the Fishery Board for Scotland. 1897b. Vol. 3. P. 296—304.

Cleve P. T. The seasonal distribution of Atlantic plankton organisms // Goteborg Konglica Svenska Vetenskaps Vitter. Samh. Handl. 1901. Vol. 4. N 3. 368 p.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Sweden und Finnland. I. *Centricae* // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1951. Bd 2(1). 163 p.

Crawford R. M., *Gardner C.*, *Medlin L. K.* The genus *Attheya.* I. A description of four new taxa, and the transfer of *Gonioceros septentrionalis* and *G. armatus* // Diatom Research. 1994. Vol. 9. N 1. P. 27—51.

Cupp E. E. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bull. Scripps Institute of Oceanography. Univ. California, 1943. Vol. 5. N 1. 238 p.

Desikachary T. V., *Hema A.*, *Prasad A. K. S. K.*, *Sreelatha P. M.*, *Sridharan V. T.*, *Subrahmanyan R.* Marine diatoms from the Arabian Sea and Indian Ocean // Atlas of Diatoms. 1987. Fasc IV. P. 4, pls 353—356.

Drebes G. Marines phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). Stuttgart, 1974. 186 p.

Evensen D. L., Hasle G. R. The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 153—184.

Gogorev R. M., Okolodkov Yu. B. Species composition of the planktonic and sea-ice algae in the Chukchi Sea and Lavrentiya Bay, the Bering Sea, August 1991 // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 35—41.

Gran H. H. Botanik. Protophyta: Diatomaceae, Silicoflagellata og Cilioflagellata // The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—1878. Botany. 1897. Vol. 7. N 24. P. 1—36.

Gran H. H. Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Planktons // Fauna Arctica. Jena, 1904. Vol. 3. N 8. P. 509—554.

Gran H. H. XIX. Diatomeen // Nordisches Plankton / Ed. by K. Brandt, C. Apstein. Botanischer Teil. Kiel, Leipzig, 1905. Vol. 8. N 19. P. 1—146.

Gran H. H., Angst E. C. Plankton diatoms of Puget Sound // Publications Puget Sound Biological Station. 1931. Vol. 7. P. 417—517.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms // Identifying marine diatoms and Dinoflagellates / Ed. by C. R. Thomas. San Diego, 1996. P. 5—385.

Helmke J. G., Krieger W. Diatomeenschalen in Elektronenmicroscopischen Bild. II. Winheim. Berlin—Wilmersdorf., 1954. 24 p. Taf. 103—200.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: *Bacillariophyceae* (Diatoms). Fishery Investigations, Serie IV. London, 1964. 317 p.

Hernández-Becerril D. U. A morphological study of *Chaetoceros* species (*Bacillariophyta*) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico // Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.). 1996. Vol. 26. N 1. P. 1—73.

Hernández-Becerril D. U., Granados C. F. Species of the diatom genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) in the plankton from the southern Gulf of Mexico // Botanica Marina. 1998. Vol. 41. P. 505—519.

Holmes R. W. The annual cycle of phytoplankton in the Labrador Sea, 1950—51 // Bull. Bing. Oceanogr. Coil. 1956. Vol. 16. N 1. P. 3—74.

Hustedt F. Atlas der Diatomaceen-Kunde, pls 321—327, 337—344 / A. Schmidt, Atlas der Diatomaceen-Kunde. Leipzig, 1920—1921.

Hustedt F. Die Kiselalgen Deutschlands, Osterreich und der Schweiz // Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. 1930. Vol. 7. N 1. P. 1—920.

Ikari J. On some *Chaetoceros* of Japan. II // Botanical Magazine, Tokyo. 1928. Vol. 42. N 497. P. 247—262.

Koch P., Rivera P. Contribucion al conocimiento de las diatomeas chileas. III. El genero *Chaetoceros* Ehr. (subgenero *Phaeoceros* Gran) // Gayana Botanica. 1984. Vol. 41. N 1—2. P. 61—84.

Lebour M. V. The planctonic diatoms of northern seas. London, 1930. 244 p.

Levander K. M. Zur Kenntnis des Kustenplanktons im Weissen Meere // Meddeland. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Helsingfors, 1915—1916. N 42. S. 150—159.

Meunier A. Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc D'Orléans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p.

Meunier A. Microplancton de la Mer Flamande. 1. Le genre *Chaetoceros* Ehr. // Memoires du Musee Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. 1913. Vol. 7. N 2. P. 1—49(58).

Okamura K. Some *Chaetoceros* and *Peragallia* of Japan // Botanical Magazine, Tokyo. 1907. Vol. 21. N 244. P. 89—106.

Okuno H. Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules. XIV. Observation on the genus *Chaetoceros* // Botanical Magazine, Tokyo. 1956. Vol. 69. N 814. P. 186—200.

Ostenfeld C. H. Marine plankton from the East-Greenland Sea. I. List of diatoms and flagellates // Danmark-Expeditionen til Gronlands Nordostkyst 1906—1908. 1910. Vol. 3. N 11. P. 259—285.

Pankov H. Algenflora der Ostsee. II. Plankton. Stuttgart, 1976. 493 p.

Peragallo H., Peragallo M. Diatomees marines de France et des Districts Maritimes Voisins / Ed. by J. Tempere. 1897—1908. 493 p.

Pritchard R. A history of Infusoria, including the *Desmidiaceae* and *Diatomaceae* // British and Foreign. Vol. 12. London, 1861. 968 p.

Rat'kova T. N. Phytoplankton composition in the White Sea Basin in summer—autumn 1998 and 1999 // Berichte zur Polarforschung. 2000. Vol. 359. P. 97—109.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. // Bibliotheca Phycology. 1988. Vol. 79. 196 p.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1990. 747 p.

Wołoszynska J. Über eine Wasserblüte von Cyanophyceen in der Danziger Bucht und eine Wuchering der Diatomee *Chaetoceros eibenii* Grun. // Extrait du Bulletin de l'Académie des Science et des Lettres. Série B. 1935. N 1. P. 101—114.

SUMMARY

Based on study of the White Sea phytoplankton, the diagnoses of four *Chaetoceros* taxa are extended and precised. The comparison of original and published data on morphology of the species is given. Some aspects of morphology and taxonomy, similarity and distinctions between *C. borealis*, *C. concavicornis* and *C. volans* are discussed. The data on abundance, spatial and seasonal distribution of *Chaetoceros* species in the White Sea, their temperature and salinity ranges are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(470.21)

© И. С. Жданов

НОВЫЕ ДЛЯ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ КАНДАЛАКШСКИХ ГОР

I. S. ZHDANOV. LICHEN SPECIES FROM KANDALAKSHSKIYE MOUNTAINS NEW FOR MURMANSK REGION

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы, биологический ф-т, каф. геоботаники
Тел. (095)434-59-92 (д.)
E-mail: zhdanov@herba.msu.ru
Поступила 25.03.2002
Окончательный вариант получен 19.03.2003

Приводятся сведения о находках 11 видов лишайников, ранее не известных для Мурманской обл.
Ключевые слова: лишайники, Мурманская обл., Кандалакшские горы.

В 2001 г. при изучении лихенофлоры Кандалакшских гор (Мурманская обл.) было выявлено 11 новых для Мурманской обл. видов лишайников. Поскольку территория области в лихенологическом отношении изучена довольно обстоятельно, нахождение новых, ранее не известных для нее видов лишайников, представляет определенный интерес.

Кандалакшские горы (Кандалакшские Тундры) расположены на юге Мурманской обл. Они представляют собой систему отдельных различных по величине возвышенностей, разделенных долинами. Максимальная высота Кандалакшских гор — 785 м над ур. м. (массив Иолги-Тундры). С юга территория Кандалакшских гор ограничена побережьем Белого моря.

Рассматриваемая территория находится в пределах подзоны северной тайги. Растительность представлена преимущественно различными вариантами еловых, сосновых или смешанных елово-сосновых лесов, покрывающих равнины и склоны гор до высоты примерно 300—400 м, где леса изреживаются и сменяются поясом горных тундр. Среди последних преобладают кустарничково-лишайниковые горные тундры. Незначительная площадь окружающих равнин покрыта болотами.

Ниже приводится аннотированный список новых для Мурманской обл. видов лишайников, собранных автором статьи. Названия видов даны согласно O. Vitikainen с соавт. (1997) с учетом последних номенклатурных изменений (Ekman, 1997).

Bacidia circumspecta (Nyl. ex Vain.) Malme. В 1 км к юго-востоку от устья р. Нивы, берег моря, выходы скал юго-западной экспозиции, поросшие осиной и сосной, на древесине осины, 11 IX 2001.

B. vermifera (Nyl.) Th. Fr. В 1 км к юго-востоку от устья р. Нивы, берег моря, выходы скал юго-западной экспозиции, поросшие осиной и сосной, на сухой коре осины, 11 IX 2001.

Cliostomum pallens (Kullhem) S. Ekman. Иолги-Тундры, южное побережье оз. Мал. Глубокого, в 2 км к северу от отметки «485», в распадке среди сосново-елового леса, на коре ольхи серой у ручья, 23 VII 2001.

Lecanora hypoptoides (Nyl.) Nyl. Северный берег Колвицкой губы, в 1.5 км к западу от дер. Колвица, супралитораль, приморский луг, на плавнике, 6 IX 2001. В России этот вид до сих пор был известен только из Ленинградской обл. (Заварзин и др., 1999). Возможно, его часто смешивают с другими, близкими видами. От *L. hypopta* (Ach.) Vain. и *L. anopta* Nyl. отличается плоскими апотециями с хорошо выраженным собственным краем, по крайней мере в молодом возрасте, а от *L. anopta*, кроме того, также отсутствием налета на апотециях.

L. rugosella Zahlbr. В 5 км к северо-востоку от ст. Кандалакша, в сосняке с примесью осины, на коре осины, 19 IX 2001. От других видов из группы *Lecanora subfusca* отличается грубобородавчатым слоевищем, суженными у основания апотециями с вогнутым диском и толстым бородавчатым слоевищным краем, а также зернистым эпитецием и содержанием крупных кристаллов в эксципуле. Этот вид широко распространен на территории Европы (Макаревич, 1971), однако не идет далеко на север. Так, в странах Фенноскандии распространение его ограничено лишь южными районами до 62° с. ш., за исключением Норвегии, где он известен также и на севере, в провинции Nordland (Santesson, 1993; Vitikainen et al., 1997). Находка этого вида на юге Мурманской обл. дополняет сведения о его распространении. Здесь, как и в провинции Nordland, он является редким и находится на северной границе ареала, а точнее даже в отрыве от основной части ареала.

Miriquidica atrofulva (Sommerf.) Rambold et A. J. Schwab. Окатьева Тундра, в 0.5 км к северо-востоку от вершины, высота около 460 м над ур. м., отвесные скалы восточной экспозиции среди горной тундры, на голом каменистом субстрате, 12 VII 2001. Вид характеризуется соредиозным слоевищем, имеющим коричнево-ржавую окраску. От *Porpidia ochrolemma* (Vain.) Brodo et R. Sant., также имеющего ржавоокрашенное соредиозное слоевище и, кроме того, обладающего сходными химическими реакциями (сорали от K желтеют, от P оранжевеют), отличается ареолированным талломом с выпуклыми, большей частью разъединенными ареолами, в то время как *P. ochrolemma* характеризуется слитным, слабо ареолированным или трещиноватым слоевищем с ровной поверхностью. На территории России ранее был известен только из Ленинградской обл. (сборы Ц. Вэя, LE; Андреев, 2001). Вероятно, пропускается из-за того, что часто встречается в стерильном состоянии.

M. nigroleprosa (Vain.) Hertel et Rambold. В 1 км к юго-востоку от устья р. Нивы, берег моря, отвесные скалы южной экспозиции, на голом каменистом субстрате, 6 VII 2001. Подобно предыдущему виду часто встречается в стерильном состоянии.

Placynthium flabellosum (Tuck.) Zahlbr. Левый берег р. Колвицы в 1.5 км от устья, на голом каменистом субстрате, периодически заливаемом водами реки, 2 IX 2001. На территории России ранее был известен только из Бурятии (Байкальский заповедник — Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999) и с северо-востока Карелии (Гимельбрант и др., 2001). В соседних с Мурманской обл. странах Фенноскандии вид является широко распространенным (Santesson, 1993; Vitikainen et al., 1997).

Protothelenella corrosa (Körb.) H. Mayrhofer et Poelt. Иолги-Тундры, гора Баранья Иолга, рядом с вершиной, высота около 760 м над ур. м., в каменистой горной тундре, на голом каменистом субстрате на нижней, затененной стороне камня, 22 VII 2001. Этот лишайник, помимо затененных местообитаний, произрастает также в условиях повышенного увлажнения по берегам рек и ручьев (Копачевская, 1977; Purwis et al., 1992). В России был известен только из Карелии (Копачевская, 1977), однако в «Предварительном списке лишайников Карелии...» (Фадеева и др., 1997) он отсутствует. Широко распространен в Фенноскандии, в горных районах Центральной Европы; известен с Британских островов, а также из Канады (Mayrhofer, 1987; Santesson, 1993; Vitikainen et al., 1997). В Финляндии приводится для некоторых приграничных с Россией мест, поэтому не исключено, что указание этого вида для Карелии ошибочное.

Pyrenopsis grumulifera Nyl. В 4 км к юго-востоку от дер. Колвица, берег ручья Белый напротив оз. Хиржи, на голом каменистом субстрате, периодически заливаемом водами ручья, 5 IX 2001. Число аскоспор в сумках у этого вида может колебаться от 8 до 64 и более. Наш образец характеризуется сумками с несколькими десятками аскоспор. *P. grumulifera* — амфиатлантический вид. Он распространен по всей Финляндии, в южных районах Швеции, на юге и на севере Норвегии, на севере Великобритании, в Гренландии и Северной Америке (Purwis et al., 1992; Santesson, 1993; Esslinger, Egan, 1995; Vitikainen et al., 1997). В России ранее был известен только на юге Карелии (сборы J. Norrlin, 1874, LE; Фадеева и др., 1997).

Scoliciosporum umbrinum (Ach.) Arnold. В 0.2—0.3 км к востоку от устья р. Нивы, берег моря, выходы скал среди соснового леса, на голом каменистом субстрате, 11 IX 2001.

Из 11 видов лишайников, новых для Мурманской обл., лишь 1 — *Lecanora rugosella* — является в регионе редким. Остальные до сих пор не были известны в Мурманской обл. потому, что по разным причинам часто пропускались коллекторами, однако к редким эти виды, вероятно, не относятся. Так, *Placynthium flabellosum*, *Protothelenella corrosa* и *Pyrenopsis grumulifera* характерны для узкоспецифичных местообитаний, далеко не всегда привлекающих внимание исследователей; *Miriquidica atrofulva* и *M. nigroleprosa* часто встречаются в стерильном состоянии, что затрудняет их идентификацию; *Lecanora hypoptoides*, возможно, часто смешивают с близкими видами лишайников; наконец, такие виды как *Bacidia circumspecta*, *B. vermifera*, *Cliostomum pallens* и *Scoliciosporum umbrinum*, вероятно, часто просматриваются благодаря скудно развитому слоевищу и небольшим размерам плодовых тел.

Образцы лишайников хранятся в Гербариях Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (KPABG) и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Автор признателен Н. А. Константиновой, О. Л. Лисс и Т. Ю. Толпышевой за ценные консультации, а также Г. П. Урбанавичюсу за помощь в определении некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Род *Miriquidica* Hertel et Rambold (семейство *Lecanoraceae*) в России // Новости сист. низш. раст. 2001. Т. 34. С. 82—96.

Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В., Титов А. Н. О некоторых интересных находках лишайников из Керетской Карелии (Karelia Keretina) // Тр. Первой Российской лихенологической школы / Апатиты, 06—12.08.2000. Петрозаводск, 2001. С. 27—40.

Заварзин А. А., Катенина О. А., Котлов Ю. В., Соколова С. В. Лишайники Санкт-Петербурга и Ленинградской области / Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные.) // Тр. С.-Петерб. общ-ва естествоисп. СПб., 1999. Сер. 6. Т. 2. С. 205—260.

Копачевская Е. Г. Семейство *Polyblastiaceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1977. Вып. 4. С. 65—106.

Макаревич М. Ф. Род *Lecanora* // Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Вып. 1. С. 72—146.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости сист. низш. раст. 1999. Т. 33. С. 161—171.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск, 1997. 100 с.

Ekman S. The genus *Cliostomum* revisited // Lichen Studies Dedicated to Rolf Santesson. Symb. Bot. Upsal. 1997. Vol. 32. P. 17—28.

Esslinger T. L., Egan R. S. A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1995. Vol. 98. N 4. P. 467—549.

Mayrhofer H. Ergänzende Studien zur Taxonomie der Gattung *Protothelenella* // Herzogia. 1987. Bd 7. P. 313—342.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L. et al. The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.
Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.
Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M. et al. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. Vol. 6. P. 1—123.

SUMMARY

Information about 11 lichen species new for Murmansk Region is presented.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.893

© В. М. Виноградова

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE). *ANTHRISCUS — TRINIA*

V. M. VINOGRADOVA. TYPE SPECIMENS OF *APIACEAE* TAXA FROM THE EAST EUROPE KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE). *ANTHRISCUS — TRINIA*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 11.03.2003

Приведен список (40 видов из 21 рода) типовых образцов сем. *Apiaceae*, хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Самое большое количество типовых образцов в этой статье (18) относится к видам, описанным Ф. К. Биберштейном. Впервые обозначен лектотип вида *Pleurospermum uralense*.
Ключевые слова: типовые образцы, Восточная Европа, голотип, лектотип, изотип, *Apiaceae*.

Типовые образцы большинства приведенных здесь видов выделены из основного фонда Гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и хранятся отдельно в Европейском секторе. Подлинники видов, описанных Ф. К. Биберштейном в трехтомной «Flora taurico-caucasica» (Bieberstein, 1808, 1819), находятся в отдельном гербарии Биберштейна, купленном Ботаническим музеем в 1826 г. (Липшиц, Васильченко, 1968), и хранятся в Кавказском секторе.

В Гербарии LE обнаружено также 2 типовых образца из гербария Г. Гоффмана, которые отсутствуют в его коллекции в Гербарии Московского ун-та им. М. В. Ломоносова (MW) (Губанов, 1993, 2002). Это лектотипы видов *Pleurospermum uralense* Hoffm. и *Trinia hispida* Hoffm. Здесь же приводятся 8 типовых образцов видов, описанных Б. К. Шишкиным и приведенных им во «Флоре СССР» (1950, 1951). Нами выделен лектотип *Ferula sylvatica* Bess.; типовой материал по этому виду должен бы был храниться в Гербарии г. Киева (KW). Однако там он отсутствует.

Сведения о типовых образцах даются в том же порядке, как и в одной из моих последних работ на эту тему (Виноградова, 2002): типифицируемое название, принятое в настоящее время (приводится по С. К. Черепанову (1995) в квадратных скобках); категория типа; текст гербарной этикетки; цитата из протолога при выборе лектотипа или если текст гербарной этикетки не полностью соответствует протологу; число гербарных листов, если это изотипы, синтипы или изосинтипы; другие гербарии, в которых хранится типовая коллекция (со ссылкой на литературный источник). Тексты гербарных этикеток, имеющихся в Гербарии LE синтипов, мы не приводим. Фенофаза растения при цитировании этикетки ставится в квадратные скобки только в том случае, если она не дана в протологе.

1. *Anthriscus caucalis* Beib., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 230.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Крым, «Ex Tauria, Bieberstein, [fr.]» (LE).
По протологу: «In incultis Tauriae meridionalis passim obuius».

2. *A. scandix* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 231. [*Physocaulis nodosus* (L.) Koch].

Lectotypus (Bjalt, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco): Крым, «Ex Tauria, Bieberstein, [fr.]» (LE).
По протологу: «In saxosis inumbratis Tauriae hinc inde legi».

3. *A. sylvestris* (L.) Hoffm. var. *aemula* Woronow, 1931, во Фл. Юго-Вост. Европ. части СССР 5 : 770.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Башкирия, «Стерлитамакский кантон, окрестности с(ела) Тогус-Темир, дубово-березовые леса, 12 VI 1928, № 475, [пл.], С. Е. Кучеровская» (LE).
По протологу: «Имеются экземпляры из Уфимского, Белебеевского и Стерлитамакского кантона».

4. *Bifora radians* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 233.
Lectotypus (Menitsky, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco): Крым, «Ex Tauria, 1816, Steven, [fl. et fr.]» (LE).
По протологу: «Ab hac bene distincta est Europae occidentalis australioris incola et vulvo in hortis culta».

5. *Bunium majus* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 210. [*Bunium ferulaceum* Smith].
Lectotypus cum isolectotypo (Vinogradova, hoc loco); Крым, «Ex Tauria, Bieberstein, [fl. et fr. immat.]» (LE).
По протологу: «In Tauriae meridionalis agris, inter segetes nascitur».

6. *Cachrys alpina* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 217.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Крым, «Ex summis Tauriae montibus, [fr.], [Bieberstein]» (LE).
По протологу: «In summis Tauriae montibus».

7. *Caucalis littoralis* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 208. [Astrodaucus littoralis (Bieb.) Drude].
Lectotypus (Tamamschian, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco): Украина, «Odessa, 1806, [fr. immat.], Steven.» (LE).
По протологу: «Ad littus maris nigri circa portum Odessanum».

8. *Conioselinum boreale* Schischk., 1951, во Фл. СССР 17 : 351. [*Conioselinum tataricum* Hoffm.].
Holotypus: «Карелия, бухта Чупа, остров Ярославов, каменистый берег моря, 4 VIII 1925, № 1033, цв., Ю. Цинзерлинг» (LE).
По протологу: «Karelo-finskaja SSR, insula Jaroslavov, sinus Czupa, in ripa lapidosa maritima, 4 VIII 1925, fl., Zinserling; in Herb. Inst. Bot. nom. V. Komarovii Ac. SC. URSS conservatur».

9. *Ferula caspica* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 220.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Россия, «ex planitiebus oppido Kisljar vicinis, [fl.], [Bieberstein]» (LE).
Syntypus (Губанов, 1993 — MW).
По протологу: «In deserto caucasico — caspio, ad viam publicam inter Astrachan et Kisljar, quadraginta a posterior oppido leucas rossicas».

10. *F. euxina* Pimen., 1980, Бюлл. Гл. бот. сада 117 : 27. [*F. orientalis* L.].
Paratypi 2: Херсонская область, «с[ело] Чюрюм на северном Черноморском побережье в 7 км к востоку от Харлы, по глинистым обрывам к морю, 8 VI 1948, № 368, Е. Г. Победимова»; Запорожская область, «Аскания Нова Мелитопольского округа, ковыльно-типчаковая степь, 3 VI 1926, А. Порецкий».
Holotypus (Пименов, 1980 — MW).
По протологу: Typus: «Ukraina australis, provincia Chersonensis, reservatum Ascania Nova, steppa „Uspenskaja", 26 VI 1928, T. N. Rubakova (MW)».

11. *F. sylvatica* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 44. [*Ferulago silvatica* (Bess.) Reichenb.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypis 3: Украина, «in pratis sylvaticis Volhyniae, [fr.], W. Besser» (LE).

По протологу: «in pratis sylvaticis Volhyniae et Podoliae».

Примечание. В Институте Ботаники г. Киева (KW) должен бы был храниться типовой материал по этому виду. Однако, по устному сообщению киевского ботаника Н. М. Федорончука, он там отсутствует. На этом основании мы выбрали лектотип в LE.

12. *Ferulago taurica* Schischk., 1946, Бот. журн. 31, 6 : 8.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypo: «Крым. Государственный заповедник близ г. Алушты, хребет Аб-Дуги, нагреваемые склоны, 23 VIII 1927, № 22, зр. пл., Н. Троицкий» (LE).

Syntypi 2: «там же, южные склоны, 9 VII 1927, № 174, цв. Г. Поплавская, Н. Троицкий».

По протологу: «Typus: in declivio meridionali jugi Ab-Dugi prope opp. Aluschta, fl. 9 VII 1927, G. Poplavska; ibid. 29 VIII 1927, N. Troitsky».

Примечание. Автор описания вида Б. К. Шишкин указал в протологе 2 типа. Поэтому один из них выбран здесь в качестве лектотипа. Дата сбора растения в протологе, видимо, указана неверно, так как на гербарном образце, где Б. К. Шишкин обозначил название нового вида, стоит дата 23 VIII 1927.

13. *Heracleum ligusticifolium* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 224.

Lectotypus (Vinogradova в: Сацыперова, 1984 : 157): Крым, Taur[ia], [fr.]» (LE).

По протологу: «In Tauriae collibus saxosis ad fontes riui Salgir».

14. *Laserpitium hispidum* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 221.

Lectotypus (Bjalt, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco): Крым, «ex Tauria, [fl.]» (LE).

По протологу: «in Tauriae caucasicae glareosis, nec non ad margines sylvarum».

15. *Libanotis intermedia* Rupr., 1845, Fl. Petrop. Diatrab.: 53; id., 1846, Symb. Pl. Ross.: 177.

Holotypus: «von Duderhof Kirichbergen, [fr.], 1842, Zobel» (LE).

По протологу: «In umbrosis ad pedem montis Duderhof, cl. Zobel, 1842».

Примечание. Растение размещено на 2 гербарных листах.

16. *L. krylovii* V. Tichom., 1968, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 2 : 139.

Holotypus: «П. Крылов. Материал к флоре Пермской губернии, [цв.]» (LE).

По протологу: «P. Kryloff. Plantae gubernii Permiensis. Gub. Perm. Leg. P. Kryloff».

17. *Oenanthe silaifolia* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 232.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Крым, «NK [Nikita], 1816, [fr. immat.], [Steven]» (LE).

По протологу: «Habitat in Tauria maxime meridionali, circa Nicitam occurens».

Примечание. Видовой эпитет «silaifolia» написан рукой Ф. К. Биберштейна.

18. *Palimbia turgaica* Lipsky ex Woronow, 1931, Тр. Бот. сада АН СССР 43, 2 : 818 [*P. salsa* (L.) Bess.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypis 2: Башкирия «Стерлитамакский кантон, между п[оселком] Чекченевский и дер[евней] Якшимбетовой, пятна солонцов с типцово-полынным покровом, 3 VII 1928, № 281, [цв.], С. Е. Кучеровская» (LE).

Имеется 5 синтипов.

По протологу: «Стерлитамакский кант., Ур. Чекчелевское, дер. Якшимбетова (Кучеровская); Пугачевский у. Малый Кушуль на Иргизе (Терехов); Бузулук — Оренбург (Федченко); Илекский район (Борисова)».

19. *Pastinaca graveolens* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 237.
Lectotypus (Fedoronchuk, Kritskaja, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypo: Крым, «ex Tauria, 1807, [fr.], Bieberstein» (LE).
По протологу: «in arnis et inter segetes imprimis Tauriae».

20. *P. umbrosa* Stev. ex DC., 1830, Prodr. 4 : 189.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): «h[ortus] Gor[enki], [Steven]» (LE).
По протологу: «In Tauria».

Примечание: На этикетке рукой X. Стевена написано «Pastinaca umbrosa Stev.». Возможно, экземпляр этот выращен из семян, собранных в Крыму.

21. *Peucedanum borysthenicum* Klok. ex Schischk., 1951, во Фл. СССР 17 : 354.
Holotypus: Украина, «бл[из] г. Екатеринослава [Днепропетровск]. Пески по Днепру, 20 VIII 1901, пл., И. Акинфиев» (LE).
По протологу: Typus, Ucraina, prope oppidum Dnepropetrovsk, in arenosis ad ripam fl. Borystenis, fr., 20 VIII 1901, I. Akinfiev; in Herb. Inst. Bot. nom. V. Komarovii Ac. Sc. URSS conservatur».

22. *P. ruthenicum* Bieb., 1808, Fl. Taur. — Cauc. 1 : 215.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Россия, «Konskaja, [fl.], Steven, 1807» (LE).
По протологу: «Habitat in Rossiae meridionalis campis apricis siccioribus fere omnibus».

23. *P. schottii* Bess. ex DC., 1830, Prodr. 4 : 178.
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Украина, «Cult. Crem., [fl. et fr. immat.], W. Besser» (LE).
По протологу: «In Volhynia et Podolia».

Примечание: Б. К. Шишкин (1950) во «Флоре СССР» указывает, что тип этого вида хранится в LE. В Гербарии LE имеется гербарный образец *P. schottii* с этикеткой, написанной В. Бессером, но из гербария Фишера. Ранее я предполагала, что типовой экземпляр этого вида должен храниться в Гербарии (KW) г. Киева, однако сотрудник киевского Гербария Н. М. Федорончук его там не обнаружил.

24. *P. tauricum* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 215.
Lectotypus (Bjalt, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco); Крым, «ex Tauria pratis montanis, [fl. et fr. immat.], 1793, [Bieberstein]» (LE).
По протологу: «in Tauriae pratis montanis rarius».

25. *Pimpinella lithophila* Schischk., 1950, Бот. мат. (Ленинград) 12 : 206 [*P. tragium* Vill.].

Holotypus: Крым, «Старый Крым. Склоны Голого Агармыша, 17 VIII 1927, цв. и пл., Т. Цырина» (LE).
По протологу: «Старый Крым, склоны Агармыша, цв., 17 VIII 1927, собр. Т. Цырина».

26. *P.* × *subnigra* Tzvel., 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 198 [*P. nigra* Mill. × *P. saxifraga* L.].
Holotypus: «Ленинградская область, Приозерский район, Отрадное, открытая поляна в сосновом лесу, VI 1948, цв., Е. Волкова» (LE).
По протологу: «Typus: Prov. Leningrad, distr. Priosersk, pratulum in pineto prope pag. Otradnoje, 7 VII 1946, E. Volkova» (LE).

Примечание. Дата в протологе указана неверно. На типовом гербарном образце стоит дата «VI 1948».

27. *P. titanophila* Woronow, 1931, во Фл. Юго-Вост. Европ. части СССР 5 : 792 [*P. tragium* Vill.].
Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypis 2: Башкирия, «Залаирский кантон, близ д[еревни] Веряне-Биткузиной, водораздел Белой и Ика, скалистые обрывы к долине Белой, 16 VIII 1928, № 921, [пл.], С. Е. Кучеровская» (LE).

Имеется 6 синтипов и 2 изосинтипа.

По протологу: «IA. Корсунский и Сенгилеевский уу. (Коржинский); Сызранский у. (В. Смирнов, Лебедев); Жигули (Кубарева); Вольский у. (Палибин); Хвалынск (В. Смирнов, Ю. Григорьев); Б. Сергиевск (Пабо); Бугурусланский у. Н. Боголюбовка (Исполатов); Белебеевский кант. (Новопокровский); Давлеканово, Талды-Булак (Бобров); Стерлитамакский кант. (Ильин); Залаирский кант. (Кучеровская); II Б. Саратов (Беккер); Камышинский у. (Литвинов)».

28. *P. titanophylla* Woronow var. *tomiophylla* Woronow, 1931, во Фл. Юго-Вост. Европ. части СССР 5 : 793. [*P. tomiophylla* (Woronow) Schischk.].

Holotypus cum isotypo: Башкирия. «Стерлитамакский уезд, гора Тура-тау. Обращ[енные] на юг обнаж[ения] известняков, 26 VI 1915, цв., № 125, В. А. Петров» (LE).

По протологу: «Башкирия. Стерлитамакский кант. Тура-тау — Бобров, В. Петров».

29. *Pleurospermum uralense* Hoffm., 1814, Gen. Pl. Umbellif. ed. 1, p. IX.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): «Ural, [fl. et. fr. immat.], Helm» (LE).

По протологу: «Sic in Pleurospermo (Ligustico) uralensi, a D. Helm, detecto inque hortum Gorenkensem et botanicum Mosquensem introducto...».

Примечание. Вид был описан по сборам Д. Хельма (Helm) с Урала и интродуцирован в Горенкском ботаническом саду под Москвой. В личном гербарии Г. Гоффмана типовой материал не обнаружен (Губанов, 2002). Но он найден в LE и хранится в общем секторе Гербария.

30. *Sanicula uralensis* Kleop. ex R. Kam., Czubarov et Schmakov, 2002, Turczaninowia 5, 2 : 18.

Holotypus cum isotypo: Челябинская область, «Уфимская губерния, Симский завод, горные леса, [пл.], 20 VII 1888, А. Антонов» (LE).

По протологу: «Уфимская губерния. В лесах по горам близ Симского завода (А. Антонов, без номера, 20.07. 1888)» (LE) — 2 листа (Ныне: Челябинская обл., близ пос. Сим).

31. *Scandix macrorhyncha* C. A. Mey., 1843, Index Sem. Hort. Petropol.: 86.

Holotypus: «Scandix australis sem. Ex h. Bonneus et Dijonens. cult. in hb. Petropol. 1840, [fr.]» (LE).

По протологу: «Occurit in hortis sub falso S. australis nomine».

Примечание. Голотип был найден мною в 2000 г. в Гербарии LE.

32. *Seseli arenarium* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 242.

Lectotypus (Menitsky, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypo: Украина, «In areni mobili haud procul Sorotschensi Rossica minoris, a 1815, [fr.]» (LE).

По протологу: «In arena mobile Ucrainae crescens».

33. *S. dichotomum* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 235.

Lectotypus (Menitsky, in sched., LE; Vinogradova, hoc loco): Крым, «Ex Tauria, [fl.]» (LE).

По протологу: «In Tauriae collibus calcareis».

34. *S. elegans* Schischk., 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 161 [*S. peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol.].

Holotypus cum isotypo: Россия, Пензенская обл., «Саратовская губ[ерния], Петровский уезд, по сухим кустарникам близ с[ела] Даниловки, VII 1883, № 142, цв., Д. Литвинов» (LE).

Isotypus (Павлов и др., 1978 — MW).

По протологу: «Typus: Prov. Saratov, distr. Petrovsk, in locis siccis inter frutices, VII 1883, fl., D. Litvinov; in Herb. Inst. Bot. nom. V. L. Kovarovii Ac. Sc. URSS conservatur».

35. *S. pauciradiatum* Schischk., 1950, Фл. СССР 16 : 602, 500 [*S. tortuosum* L.].

Holotypus cum isotypo: Крым, «г[ора] Карадаг, вершина горы Карагач, 20 IX 1928, цв., А. Криштофович» (LE).

По протологу: «Tauria meridionalis. In jugo Karadag, cacumine montis Karagacz, fl., 20 IX 1928, A. Krystofovicz (LE)».

36. *Trinia biebersteinii* Fedoronch., 1978, Бот. журн. 63, 4 : 613.

Holotypus: Крым, «In Tauria, legit Compere, [fr.], acc. a D. Prescott, 1832» (LE).

По протологу: «In Tauria, legit Compere. Acc. a. Prescott, 1832».

37. *T. hispida* Hoffm., 1814, Gen. Pl. Umbellif. 1 : 94.

Holotypus: «Sarepta, [fr.], [Bieberstein]» (LE).

По протологу: «In siccis desertis Rossiae, ad coloniam Sareptam».

38. *T. kitaibelii* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 246.

Lectotypus (Федорончук, 1979 : 48); Украина, «Kremenetium, [fr. immat.]» (LE).

По протологу: «Circa Cremenetium Vohlyniae, D. Besser».

39. *T. stankovii* Schischk., 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 159 [*T. glauca* (L.) Dumort.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) cum isolectotypo: Крым, «гора Саламляр, на каменистом склоне, 23 VI [18]97, пл., К. Гольде» (LE).

По протологу: «Tauria, mons Salamljar, fl., 17 VI 1897 et fr. 5 VII 1897, K. Golde» (LE).

Примечание. В гербарии LE имеются 3 гербарных образца с горы Саламляр, определенные автором описания вида Б. К. Шишкиным как *Trinia stankovii*. Растения собраны К. Гольде в 1897 г., но среди них нет образцов с датами сбора 17 VI и 5 VII 1897, которые указаны в протологе. Возможно, синтипы, указанные в протологе, утеряны. Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс)» (2001), статья 9.1., совет 9А.3, мы выбираем лектотип из образцов, нецитированных в протологе, но известных автору на момент описания вида.

40. *T. ucrainica* Schischk., 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 158 [*T. kitaibelii* Bieb.].

Holotypus: «Подольская губерния, недалеко от Ямполя, на степных местах, 25 VII 1853, зр. пл., Ф. Рогович» (LE).

По протологу: «Ucraina, prov. Vinnitza, in pratis stepposis non procul ab oppid Jampol, fr., 25 VII 1853, A. Rogovicz».

Благодарности

Исследование осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48808).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. Род *Scandix* L. (*Apiaceae*) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. Л., 2000. Т. 32. С. 126—130.

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 6. Reutera—Zozima // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 132—140.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета (MW). М., 1993. 155 с.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета (MW). М., 2002. 212 с.

Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т. Центральный гербарий СССР. Л., 1968. 140 с.

Международный комплекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом (Сент-Луис, июль—август 1999). Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Павлов В. Н., Губанов И. А., Барсукова А. В., Багдасарова Т. В. Гербарий Московского университета. М., 1978. 138 с.

Пименов М. Г. О *Ferula orientalis* L. и двух близких к ней новых видах // Бюл. Главн. Бот. сада. 1980. Вып. 117. С. 26—31.

Сацыперова И. А. Борщевики СССР — новые кормовые растения. Л., 1984. 223 с.

Федорончук Н. М. Конспект системы рода *Trinia* Hoffm. (*Apiaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 47—50.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шишкин Б. К. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. 646 с.; 1951. Т. 17. 388 с.

Bieberstein F. K. Flora Taurico-Caucasica. Charkoviae. 1808. T. 1. 428 p.; 1819. T. 3. 654 p.

Hoffmann G. F. Genera plantarum Umbelliferarum. M., 1814. T. 1. 182 p.

SUMMARY

The list of the type specimens of *Apiaceae* taxa from the East Europe in the Herbarium LE is given. Herbarium labels are cited, category of the type and the current names for 40 species from 21 genera are established. The lectotype of *Pleurospermum uralense* Hoffm. is designated.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.475.2

© О. С. Владимирова,[1] Т. В. Карпюк,[2] Е. Н. Муратова[1]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *PICEA* (*PINACEAE*)

O. S. VLADIMIROVA, T. V. KARPJUK, E. N. MURATOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *PICEA* SPECIES (*PINACEAE*)

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912)43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
[2] Красноярский государственный аграрный университет
660049 Красноярск, пр. Мира, 88
Поступила 07.02.2003

Приведены числа хромосом 5 видов рода *Picea* (*Pinaceae*).
Ключевые слова: числа хромосом, *Picea*.

Picea ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., **2n = 24,** Приморский край, Тернейский р-н, бассейн р. Большая Пея, 2000, Орехова; Хабаровский край, окрестности г. Комсомольска-на-Амуре, Горинский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Хабаровский край, низовье р. Амур, Кизинский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Республика Саха, Алданский р-н, окрестности г. Алдан, 2001, сборы лесхоза; **2n = 24, 24 + 1B,** Приморский край, Чугуевский р-н, среднее течение р. Правая Соколовка, Верхне-Уссурийский стационар БПИ ДВО РАН, 2000, Безделев; Хабаровский край, Солнечный лесхоз, окрестности пос. Солнечный, 2000, сборы лесхоза; Хабаровский край (юг), Кур-Урмийский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Амурская обл. (юг), окрестности пос. Архара, Архаринский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; **2n = 24, 24 + 1 – 2B,** Хабаровский край (юг), р. Сукпай, Сукпайский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Хабаровский край, окрестности с. Троицкое на р. Амур, Нанайский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Хабаровский край (юг), Оборский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Хабаровский край (север), побережье Татарского пролива, Северный лесхоз, 2000, сборы лесхоза.

P. × *fennica* (Regel) Kom., **2n = 24,** Удмуртия, Увинский лесхоз, 1996, сборы лесхоза; Свердловская обл., окрестности пос. Арти, Артинский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Свердловская обл., окрестности пос. Гари, Гаринский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Свердловская обл., окрестности г. Туринск, Туринский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Свердловская обл., окрестности пос. Билимбай, Билимбаевский лесхоз, 1998, сборы лесхоза; Свердловская обл., Шалинский лесхоз, 2000, сборы лесхоза; Свердловская обл., Вагайский р-н, Дубровинский лесхоз, 2000, сборы лесхоза.

P. koraiensis Nakai, **2n = 24,** Приморский край, Ольгинский р-н, окрестности с. Ольга, 1999, Усов; Приморский край, Анучинский р-н, окрестности с. Анучино, 1999, Усов; Приморский край, Малиновский лесхоз, 1999; Приморский край, Красноармейский р-н, Рощинский лесхоз, окрестности с. Рощино, 1999; Китай, Малый Хинган, провинция Хэйлунзян, 1000 м над ур. м., 2002, Горошкевич.

P. meyeri Rehd., **2n = 24, 24 + 1B—3B,** Китай, провинция Шаньси, окрестности г. Сиань, 2002, сборы государственного учреждения для обмена и продажи.

P. obovata Ledeb., **2n = 24,** Красноярский край, 60 км по железной дороге в западном направлении, платформа Водораздел, 2001, Владимирова; Красноярский край, Курагинский р-н, окрестности оз. Тиберкуль, 2001, Ерофеев; Амурская обл., окрестности г. Амурск, Амурский опорный пункт ДальНИИЛХа, дендрарий, 1999, Пивоваров; **2n = 24, 24 + 1B,** Красноярский край, Курагинский р-н, верховье р. Шинда, 2001, Владимирова; Красноярский край, Курагинский р-н, окрестности г. Артемовск, 2001, Владимирова; **2n = 24, 24 + 1 – 2B,** г. Красноярск (городские посадки), 2001, Владимирова; ; **2n = 24, 24 + 1 – 3B,** Красноярский край, Курагинский р-н, окрестности пос. Кошурниково, 2001, Владимирова; Красноярский край, окрестности г. Ачинск, 1998, сборы лесхоза.

Образцы хранятся в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Благодарности

Работа поддержана Красноярским краевым фондом науки, грант 11F0035C, и Интеграционным проектом СО РАН № 66 по фундаментальным проблемам биоразнообразия и динамики экосистем.

SUMMARY

Chromosome numbers of five *Picea* species from different localities are presented. *P. ajanensis* — 2n = 24, 24 + 1—2B; *P.* × *fennica* — 2n = 24; *P. koraiensis* — 2n = 24; *P. meyeri* — 2n = 24, 24 + 1—3B; *P. obovata* — 2n = 24, 24 + 1—3B.

УДК 576.316.7 : 582.662(517 + 574) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© М. Н. Ломоносова,[1] С. А. Красникова,[1] А. А. Красников,[1] А. Л. Эбель,[2] Н. А. Рудая[2]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* ИЗ МОНГОЛИИ И КАЗАХСТАНА

M. N. LOMONOSOVA, S. A. KRASNIKOVA, A. A. KRASNIKOV, A. L. EBEL, N. A. RUDAJA.
CHROMOSOME NUMBERS OF THE FAMILY *CHENOPODIACEAE* REPRESENTATIVES FROM MONGOLIA AND KAZAKHSTAN

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
[2] Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Поступила 25.12.2002

Приведены числа хромосом (2n) для 23 видов из родов *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Kochia*, *Micropeplis*, *Salsola*, *Sympegma* сем. *Chenopodiaceae*.
Ключевые слова: *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Kochia*, *Micropeplis*, *Salsola*, *Sympegma*, *Chenopodiaceae*, числа хромосом, Монголия, Казахстан.

Гербарные образцы изученных растений из Монголии хранятся в Гербарии Томского государственного ун-та (ТК), из Казахстана — в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS). Знаком * отмечены виды, у которых число хромосом определено впервые.

Altriplex altaica* Suchor., **2n = 18. Монголия: аймак Увс, сомон Завхан, Хиргис-Нурская впадина, низовье р. Дзабхан (Завхан), 2000, А. Сморгов.

A. laevis C. A. Mey., **2n = 36.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, урочище Ошигийн-Усу, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

A. tatarica L., **2n = 18.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, среднее течение р. Булган, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

Bassia hyssopifolia (Pall.) O. Kuntze, **2n = 18.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, урочище Ошигийн-Усу, 2001, А. Эбель, Н. Рудая; Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, 20 км на ЮЮВ от с. Дарственное, 2001, № 118, М. Ломоносова.

Chenopodium acuminatum Willd., **2n = 36.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Самарский р-н, дер. Казнаковка, 2001, № 95, М. Ломоносова.

C. album L., **2n = 54.** Монголия: Баян-Улгийский аймак, сомон Булган, среднее течение р. Булган, 2001, А. Эбель, Н. Рудая; Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, 2001, № 88, М. Ломоносова; там же, Курчумский р-н, пос. Буран, 2001, № 154а, она же; там же, Кокпектинский р-н, южнее р. Тасбулак, 2001, № 200, она же.

C. botrys L., **2n = 18.** Монголия: Гоби-Алтайский аймак, Заалтайская Гоби, Захуй Зармангийн Гобь, р. Ги-Шут, 2000, Н. Рудая.

C. foliosum Aschers., **2n = 18.** Монголия: Баян-Улгийский аймак, сомон Толбо, р. Бурат, 2000, Н. Рудая.

C. glaucum L., **2n = 18.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Алтай, среднее течение р. Бодонч-гол, 2001, А. Эбель, Н. Рудая; аймак Увс, сомон Завхан, Хиргис-Нурская впадина, низовье р. Дзабхан, 2000, А. Сморгов.

C. gubanovii Suchor., **2n = 18.** Монголия: Баян-Улгийский аймак, сомон Булган, долина р. Булган ниже устья р. Индерт, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

C. opulifolium Schrad., **2n = 54.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., ст. Жарма, 2000, № 71, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

C. iljinii Golosk., **2n = 18.** Монголия: Баян-Улгийский аймак, сомон Булган, среднее течение р. Булган, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

C. novopokrovskianum (Aell.) Uotila, **2n = 36.** Монголия: Баян-Улгийский аймак, 2 км на юг от г. Улгий, 2000, Н. Рудая; Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, р. Кусты, 2001, № 193, М. Ломоносова.

C. strictum Roth, **2n = 36.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, у переправы через Бухтарминское водохранилище, 2001, № 99, М. Ломоносова; там же, № 100, она же; Талды-Курганская обл., пос. Мотай, 2000, № 52, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

C. vulvaria L., **2n = 18.** Монголия: Баян-Улгийский аймак, сомон Булган, долина р. Булган, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

Corispermum mongolicum* Iljin, **2n = 18. Монголия: Хобдосский аймак, сомон Алтай, среднее течение р. Бодонч-гол, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

Kochia densiflora (Moq.) Aell., **2n = 18.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, урочище Ошигийн-Усу, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

K. iranica Bornm., **2n = 18.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, урочище Ошигийн-Усу, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

K. krylovii* Litv., **2n = 18. Монголия: Хобдосский аймак, сомон Эрдэнэбурэн, дорога на Хобдо, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

Micropeplis arachnoidea* (Moq.) Bunge, **2n = 18. Монголия: аймак Увс, сомон Завхан, Хиргис-Нурская впадина, низовье р. Дзабхан, 2000, А. Сморгов.

Salsola abrotanoides* Bunge, **2n = 18. Монголия: Хобдосский аймак, сомон Алтай, долина р. Нарийн-гол (левый приток р. Бодонч-гол), 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

S. tragus L., **2n = 36.** Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, среднее течение р. Булган, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

Sympegma regelii* Bunge, **2n = 36. Монголия: Хобдосский аймак, сомон Булган, долина р. Булган-гол, устье р. Индерт, 2001, А. Эбель, Н. Рудая.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 23 species from the genera *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Kochia*, *Micropeplis*, *Salsola*, *Sympegma* are given.

УДК 576.316.7 : 582(571.6) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© **С. А. Волкова,[1] П. Г. Горовой,[1] К. Г. Ткаченко[2]**

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ФЛОРЫ КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

S. A. VOLKOVA, P. G. GOROVOY, K. G. TKACHENKO. CHROMOSOME NUMBERS OF REPRESENTATIVES OF SOME FAMILIES OF THE FLORA OF KOMANDORSKIYE ISLANDS

[1] Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)314-050
E-mail: piboc@stl.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: kt@KT8393.spb.edu
Поступила 29.01.2003

Приведены числа хромосом (2n) для 9 представителей семейств *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*.

Ключевые слова: числа хромосом, флора, Командорские острова.

В настоящей статье приведены числа хромосом для некоторых видов флоры Командорских островов (о-в Беринга). Знаком * отмечены виды, для которых определены новые числа хромосом. Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Гербарные образцы хранятся в Тихоокеанском ин-те биоорганической химии ДВО РАН (г. Владивосток) и в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН (г. С.-Петербург).

Apiaceae

Angelica genuflexa* Nutt. ex Torr. et Gray, **2n = 28. О-в Беринга, южная часть западного побережья острова, берег р. Полуденная, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Asteraceae

Picris kamtschatica Ledeb., **2n = 10.** О-в Беринга, окрестности пос. Никольское, подножие горы Наковальня, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Erigeron peregrinus (Pursh) Greene, **2n = 18.** О-в Беринга, окрестности пос. Никольское, тундра, увлажненные участки, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Dendranthema arcticum (L.) Tzvel., **2n = 18.** О-в Беринга, окрестности пос. Никольское, берег р. Каменка, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Cyperaceae

Eriophorum polystachion L., **2n = 18.** О-в Беринга, северная часть острова, заболоченный участок тундры у бывшего пос. Северное, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Fabaceae

Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch., **2n = 18.** О-в Беринга, окрестности пос. Никольское, щебнистые участки тундры в верховьях р. Запорная, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Juncaceae

Luzula melanocarpa* (Michx.) Desv., **2n = 18. О-в Беринга, окрестности пос. Никольское, гора Наковальня, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Liliaceae

Veratrum oxysepalum Turcz., **2n = 32.** О-в Беринга, южная часть западного побережья острова, ивняки на берегу р. Полуденная, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Orchidaceae

Cypripedium macranthon* Sw., **2n = 22. О-в Беринга, окрестности пос. Никольское, песчаные дюны у морского побережья, 1998 г., П. Горовой, К. Ткаченко.

Этот вид указывается для Командорских островов впервые. По числу хромосом материковая популяция **2n = 20** (Соколовская, 1966) отличается от командорской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: (Исследование флоры Приморского края) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1966. Т. 1. Вып. 3. С. 102—106.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Chromosome numbers in species of families *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae* are presented.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Т. Н. Наумова, Т. Б. Батыгина

МИХАИЛ СЕМЕНОВИЧ ЯКОВЛЕВ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

T. N. NAUMOVA, T. B. BATYGINA. MICHAIL SEMENOVICH YAKOVLEV (ON THE 100-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.12.2002

Михаил Семенович Яковлев, выдающийся ученый и организатор науки, родился 19 ноября 1902 г. в Новоторжковском уезде Тверской губернии. Детство и отрочество были трудными, рос он в большой крестьянской семье. Отец погиб на фронте во время первой мировой войны. М. С. с ранних лет вынужден был прокладывать дорогу к знаниям самостоятельно. Успешно закончив высшее городское училище в г. Торжке, получил стипендию для продолжения образования. Окончание средней школы совпало с революцией 1917 г. В 1925 г. М. С. стал студентом Ленинградского сельскохозяйственного ин-та, после окончания которого началась его научная деятельность на Центральной генетической и селекционной станции в г. Пушкине под руководством проф. В. Е. Писарева при поддержке и внимании проф. Н. И. Вавилова. Его первая научная работа было посвящена анатомии стебля льна-долгунца и носила практический характер. Несколько позднее с большим энтузиазмом была проделана важная и интересная работа по изучению проростков разнообразных сортов пшениц, собранных Вавиловым со всех концов земного шара. Эти данные имели большое значение и были использованы Вавиловым при разработке общей теории центров происхождения культурных растений. В 1931 г. М. С. по рекомендации Вавилова был зачислен на должность младшего научного сотрудника в Лабораторию анатомии Института прикладной ботаники и новых культур (позднее переименован во Всесоюзный институт растениеводства — ВИР). Здесь, работая под руководством известного цитолога проф. Г. А. Левитского и анатома проф. В. Г. Александрова, М. С. получил ученую степень кандидата биологических наук без защиты диссертации и ученое звание старшего научного сотрудника.

С 1939 по 1943 г. М. С. работал в Ленинградском сельскохозяйственном ин-те на кафедре генетики с основами селекции, совмещая педагогическую работу с исследовательской и административной деятельностью. В суровые годы войны М. С. оставался в блокадном Ленинграде на казарменном положении в 65-м истребительном батальоне.

В 1944 г. М. С. был принят в докторантуру Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, которую окончил досрочно в 1946 г., защитив докторскую диссертацию на тему «Опыт построения системы злаков на основе изучения морфологии зародыша и структуры эндосперма», и был зачислен на должность старшего научного сотрудника в Отдел анатомии и морфологии растений, возглавляемый проф. В. Г. Александровым. Вся дальнейшая научная и организационная деятельность М. С. связана с Ботаническим институтом.

С этого времени научные интересы М. С. все больше устремляются в область эмбриологии растений — науки о зарождении организма и его становлении в процессе онто- и филогенеза. Из многочисленных научных разработок М. С. в этой области особенно следует отметить его достижения по изучению эмбриогенеза пионов, приведшие автора к открытию мирового уровня. Им был описан неизвестный ранее в науке тип эмбриогенеза, связанный с отсутствием клеткообразования на начальных этапах развития полового зародыша, что, как известно, характерно для голосеменных. Большое внимание в исследованиях М. С. было уделено изучению эмбриогенеза семейства злаков и большого числа других цветковых растений. На основе полученных данных была разработана оригинальная классификация эмбриогенеза покрытосеменных. Кроме того, в результате этих исследований был установлен весьма важный альтернативный признак, подразделяющий покрытосеменные на 2 большие группы по наличию или отсутствию хлорофилла на определенных стадиях эмбриогенеза — хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты. Целый ряд публикаций М. С. посвящен изучению полиэмбрионии и апомиксиса у цветковых растений. Была разработана классификация полиэмбрионии, в основу которой положены генетический принцип и генезис генеративных структур. Высказаны представления о специфике развития и дифференциации апомиктических инициалей, которые в дальнейшем были подтверждены экспериментально.

Своими идеями М. С. щедро делился со своими учениками, продолжившими исследования по целому ряду научных направлений. Мировую известность получили достижения в совместно начатых разработках по эмбриологии растений.

Последним конгрессом, на котором выступал М. С., был конгресс, проходивший в 1990 г. в г. Ленинграде.

М. С. посетил многие страны мира. Результатом его поездок было не только установление научных контактов и сбор растительного материала, но и пристальное изучение самих стран. Национальный быт, культура и своеобразная растительность увлекательно описаны им в 3 научно-популярных книгах, посвященных Индии, Индонезии и Эфиопии.

За большие заслуги в развитии ботанических исследований М. С. удостоен звания заслуженного деятеля науки (1970) и лауреата Государственной премии РФ (1993), награжден орденом Ленина (1953) и медалями «За оборону Ленинграда» и «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». После официального ухода на пенсию в 1988 г. он продолжал активную научную работу вплоть до самых последних дней своей жизни. Скончался М. С. 5 мая 1999 г., похоронен на Волковском кладбище С.-Петербурга.

Память о Михаиле Семеновиче Яковлеве навсегда сохранится в сердцах знавших его людей как об известном ученом и организаторе науки, о строгом, мудром учителе и добром, сердечном, отзывчивом человеке, который никогда не оставался равнодушным к бедам других, будь то родные, коллеги по работе или даже малознакомые люди.

100-летнему юбилею М. С. было посвящено заседание секции «Репродуктивные структуры: морфогенез, систематика, эволюция» II Международной конференции по анатомии и морфологии растений, проходившей в С.-Петербурге в октябре 2002 г.

УДК 92(47 + 57) : 58 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© О. В. Сахарова,[1] Т. Г. Маслова[2]

ОЛЕГ ДМИТРИЕВИЧ БЫКОВ (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

O. V. SAKHAROVA, T. G. MASLOVA. OLEG DMITRIEVICH BYKOV (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

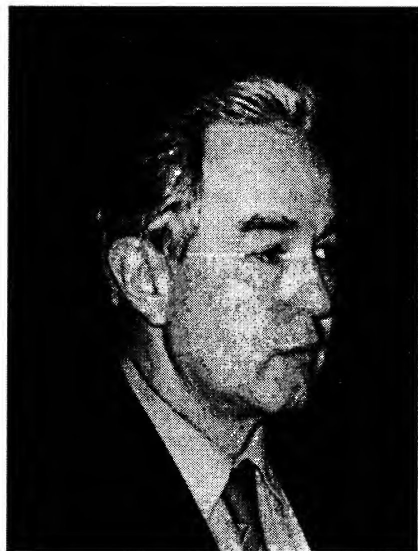
[1] Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
190000 С.-Петербург, ул. Б. Морская, 44
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.04.2003

31 декабря 2002 г. ведущему научному сотруднику Лаборатории экологической физиологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, доктору биологических наук, профессору Олегу Дмитриевичу Быкову исполнилось 70 лет. О. Д. Быков родился в Ленинграде на Васильевском острове в семье служащих. Восьмилетним мальчиком он встретил войну и блокаду города. За время блокады потерял отца и многих близких и дорогих ему людей. В память о них, о блокаде носит знак «Житель блокадного Ленинграда». Учился О. Д. в школе № 5, известной как бывшая гимназия Карла Мая. Любимыми предметами были физика, математика, естественные науки. Увлекался шахматами, участвовал в олимпиадах, занимался в кружке ядерной физики Дворца пионеров. В школьные, а затем и в студенческие годы он участвовал в топографических и геологических экспедициях в Прибалтике, на Волго-Донском канале, на Кавказе, в юго-восточном Казахстане. Любовь к экспедициям сохранил на всю жизнь.

Окончив с серебряной медалью школу в 1950 г., О. Д. поступил на физический факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). После 1-го курса в числе других студентов спецгруппы ядерной физики был переведен на химический факультет для подготовки в области радиологии (радиохимии). В дальнейшем, уже имея диплом химика-исследователя, О. Д. окончил математико-механический факультет ЛГУ, получив таким образом второе высшее образование.

Занимаясь на химическом факультете, О. Д. узнал о работах калифорнийских исследователей во главе с М. Кальвином (M. Calvin) по изучению фотосинтеза с помощью радиоизотопа ^{14}C. Они повлияли на выбор дальнейшего научного пути — О. Д. решает посвятить себя изучению фотосинтеза и дыхания растений. Дипломную работу «Фотосинтез и получение кристаллической глюкозы, меченной радиоизотопом углерода ^{14}C» он выполнил и успешно защитил на биолого-почвенном факультете ЛГУ в 1955 г. В результате этой работы были получены препараты химически и радиохимически чистой глюкозы, которые сразу нашли применение в ЛГУ (М. И. Прохорова) и в Институте переливания крови (И. Ф. Сейц) в исследованиях углеводного обмена с помощью радиоактивной метки.

По окончании университета О. Д. поступил в аспирантуру биолого-почвенного факультета и работал над диссертацией в Проблемной лаборатории фотосинтеза Петергофского биологического института ЛГУ (БиНИИ) под руководством проф. В. А. Чеснокова, ученика акад. С. П. Костычева. О. Д. провел исследования экспериментального и теоретического характера по вопросам взаимосвязи процессов фотосинтеза и дыхания растений, опубликовал ряд статей и в 1963 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Некоторые вопросы взаимосвязи дыхания и фотосинтеза растений». В статьях и в диссертации О. Д. впервые описал газообмен листьев растений на свету в четкой математической форме. Им же были выведены уравнения и указаны способы расчета, позволяющие в реальном эксперименте определять раздельно фактические составляющие видимого CO_2-газообмена: фотосинтез и дыхание на свету.



О. Д. Быков, 1991 г.

Исходя из физических представлений о связывании CO_2 при фотосинтезе О. Д. построил молекулярно-кинетическую модель зависимости этого процесса от концентрации углекислого газа.

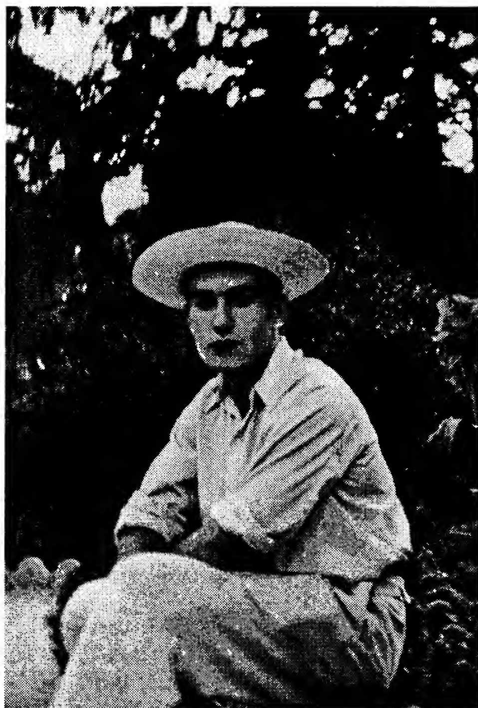
Вскоре после защиты диссертации О. Д. был направлен в Республику Куба для преподавательской работы в Гаванском университете. Кубинский период в научной деятельности О. Д. Быкова (апрель 1963—август 1964 г.) сыграл важную роль в становлении его как организатора научной работы, методиста и исследователя. За время работы в Гаванском университете О. Д. прочел на испанском языке большой курс лекций по хроматографии. Лекции включали адсорбционную, ионообменную и распределительную хроматографию. Он организовал также практические занятия по этому предмету, участвовал в проведении ряда исследований с использованием хроматографических методов. В частности, такие работы были организованы для выяснения причин, мешающих кристаллизации сахара в производственном процессе.

Вскоре после возвращения с Кубы (в августе 1965 г.) О. Д. пригласили на работу во Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). В это время ВИР благодаря активной деятельности и высоким волевым качествам его директора академика ВАСХНИЛ Д. Д. Брежнева переживал период бурного роста и фактически являлся флагманом отечественного растениеводства. О. Д. Быкову было предложено организовать и возглавить Лабораторию фотосинтеза в г. Пушкине на базе Пушкинских методических лабораторий ВИР. Так начался новый и наиболее продолжительный период научной деятельности О. Д., который длился почти 30 лет. О. Д. Быков показал себя прекрасным организатором. Он проявил большую инициативу и преодолел немалые трудности в создании новой лаборатории, связанные с разработкой ее тематики и планов, подбором ее кадрового состава, приобретением и установкой необходимого оборудования. По его предложению одновременно с Лабораторией фотосинтеза была организована Лаборатория электронной микроскопии и приглашен известный специалист в этой области — С. Т. Прохоров. Для возможности делать достаточно широкие обобщения по результатам исследований было необходимо, чтобы они имели комплексный характер. Поэтому в состав лаборатории подбирались молодые научные кадры разных специальностей. Все это дало возможность О. Д. сформировать молодой, энергичный и сплоченный коллектив, с энтузиазмом работавший над поставленными перед ним задачами.

В первые годы после организации лаборатории усилия коллектива были направлены преимущественно на разработку методов комплексного изучения фотосинтеза. Результаты этой работы были обобщены в трех выпусках сборника «Методы комплексного изучения фотосинтеза», в которых О. Д. был ответственным редактором.

В 1970 г. по инициативе О. Д. в ВИР прошло Всесоюзное совещание по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза, в работе которого приняли участие физиологи растений из многих уголков страны. Участники совещания имели возможность практически ознакомиться с устройством и работой приборов, созданных в разных научных коллективах, завязать друг с другом дружеские и научные контакты.

В 1970-х годах Лаборатория фотосинтеза фактически стала методическим центром изучения фотосинтеза культурных растений в системе ВАСХНИЛ. Здесь на протяжении многих лет проходили стажировку или выполняли дипломные и аспирант-



О. Д. Быков в командировке на Кубе (1963 г.).

ские работы молодые люди из разных городов и республик Советского Союза. В методических и технических разработках лаборатории, нередко выполненных на уровне изобретений, участвовало большинство ее сотрудников (О. В. Иванов, В. А. Кошкин, М. И. Зеленский, Б. В. Корж, О. В. Сахарова, Г. А. Могилева).

Лаборатория вела активную работу по изучению физиологии и экологии фотосинтеза культурных растений. Исследования включали количественную оценку и качественную характеристику таких показателей, как CO_2-газообмен (О. Д. Быков, В. А. Кошкин, Б. В. Корж), фотовосстанавливающая способность хлоропластов (М. И. Зеленский, Г. А. Могилева, И. И. Черняева), фотофосфорилирование и пигментная система (О. В. Сахарова, А. Ф. Бабицкий), ультраструктура хлоропластов C_3 и C_4 растений (С. Е. Дунаева), активность гликолатоксидазы (А. И. Есюнина) и др.

В 1974 г. состав лаборатории и ее тематика были расширены. Наряду с анализом структуры и функции фотосинтетического аппарата в число изучаемых показателей вошли элементы продуктивности, временны́е характеристики фаз развития, показатели фотопериодической чувствительности, уровень гормональной активности, показатели транспорта ассимилятов. В этой работе кроме названных выше сотрудников принимали участие: Р. С. Лимарь, Л. В. Романова, О. А. Иванова, Н. Н. Анпилогова, В. И. Галкин, И. И. Матвиенко, В. Г. Вержук, а также ветераны ВИР — Р. И. Осминкина и А. К. Прядехина.

Работу проводили на образцах мировой коллекции института, подобранных специалистами отделов растительных ресурсов для решения определенных тематических задач. Особенно подробно и глубоко изучали пшеницу (род *Triticum* L.) в связи с задачами селекции на высокую продуктивность, скороспелость, слабую фотопериодическую чувствительность. Было показано, что наиболее продвинутые в эволюционном отношении виды пшеницы имели пониженную фотосинтетическую активность при одновременном увеличении размеров флагового листа, активности оксидазы гликолевой кислоты и элементов продуктивности. Изучение фотосинтетических характери-

стик в пределах вида *Triticum aestivum* L. подтвердило эту закономерность. Были получены достоверные сортовые различия.

Результаты изучения фотосинтеза пшениц были доложены сотрудниками лаборатории в октябре 1977 г. на организованном в ВИР под руководством О. Д. региональном семинаре «Физиологические основы селекции на высокую продуктивность зерновых злаков Нечерноземья». В работе этого семинара приняли также участие специалисты из таких биологических учреждений нашего города и области, как БИН им. В. Л. Комарова, БиНИИ ЛГУ, Педагогического ин-та им. Герцена, Агрофизического ин-та им. А. Ф. Иоффе (АФИ), Ленинградского СХИ (г. Пушкин) и др.

В исследованиях этого периода большое внимание обращалось на связь разных физиологических показателей между собой, изменчивость их под влиянием факторов среды, зависимость от генотипа и экологического происхождения растений.

Итоги работы лаборатории с коллекционным материалом подробно изложены в тематических сборниках статей: двух «Бюллетенях ВИР» за 1975 и 1979 гг. и в четырех томах «Трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции» за 1980, 1982, 1988 и 1993 гг. Тематические сборники лаборатории имели успех не только внутри страны, но и за рубежом. Показателен, например, тот факт, что почти весь сборник, опубликованный в Трудах за 1980 г., был переведен на японский язык по инициативе «Green Energy Program» (1985). По мнению ведущих специалистов ВИР, работами лаборатории, руководимой О. Д. Быковым, был внесен большой вклад в физиологию культурных растений. В них получили развитие идеи академика Н. И. Вавилова о необходимости создания науки о физиологических основах селекции.

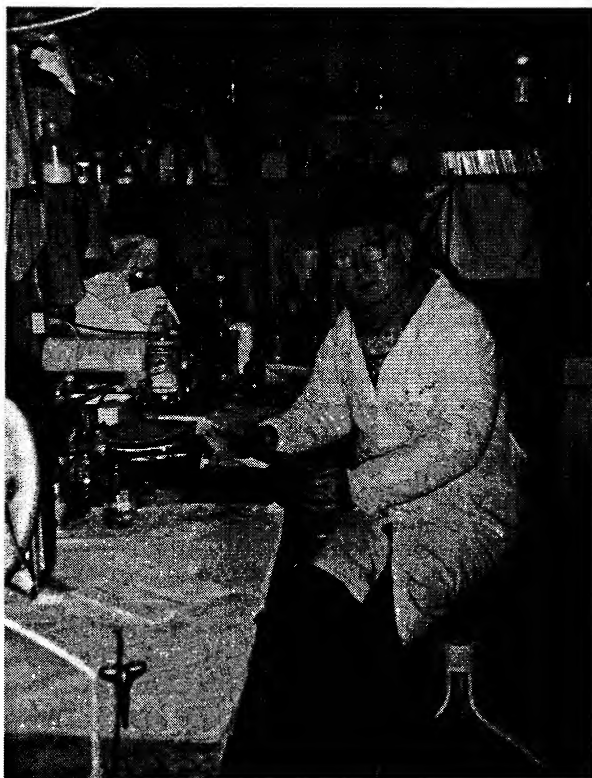
Руководя лабораторией при широком круге поставленных задач и непосредственно участвуя в экспериментальных исследованиях, О. Д. Быков вместе с тем проявил завидное постоянство научных интересов по своей излюбленной тематике взаимосвязи фотосинтеза и дыхания растений. В этой области он от методических и технических решений переходил к эксперименту, а от него — к теоретическим построениям и математическим моделям. За годы работы в ВИР он усовершенствовал методику газометрического и радиометрического определения параметров CO_2-газообмена листьев растений на свету, исследовал влияние на эти параметры факторов среды, провел расчеты соотношения интенсивности дыхания на свету и фотосинтеза в различных условиях. Им впервые экспериментально показано (1980 г.), что эффект Варбурга является двухкомпонентным явлением — он определяется не только усилением дыхания на свету при повышении концентрации кислорода в воздухе, но и одновременным ослаблением при этом истинного фотосинтеза. На примере образцов яровой пшеницы О. Д. показал также наличие тесной корреляции между величинами истинного фотосинтеза и дыхания на свету в заданных условиях среди растений данного вида (1979). На основе этого им был сделан вывод о вероятной ошибочности распространенного в то время мнения (Zelitch, 1975) о том, что продуктивность сельскохозяйственных растений можно повысить путем ингибирования фотодыхания.

Немало времени и сил О. Д. отдал обоснованию и развитию представлений о первичном метаболическом пуле углерода. Согласно О. Д., этот пул включает в себя первичные продукты фотосинтеза и дыхания, а величина его определяет фактическую скорость декарбоксилирования на свету и в темноте. На основе этих представлений была построена математическая модель влияния фотосинтеза на дыхание, проведен ее количественный анализ.

Результаты большой исследовательской работы О. Д. Быкова, отраженные в многочисленных публикациях, были обобщены в его докторской диссертации «Кинетика CO_2-газообмена листьев высших растений на свету», успешно защищенной в 1986 г. в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР (г. Москва).

В 1990 г. О. Д. Быкову за результаты научных исследований и педагогическую работу (подготовка 14 кандидатов наук) было присвоено звание профессора по специальности физиология растений.

Вскоре после защиты диссертации (в 1987 г.) О. Д. организовал при ВИР ежеквартально проводимый научный семинар «Проблемы прикладной физиологии растений».



О. Д. Быков в лаборатории биостанции ММБИ «Дальние Зеленцы» (Баренцево море, 2000 г.).

К его работе в качестве докладчиков приглашались наиболее авторитетные ученые страны — А. Т. Мокроносов, И. А. Тарчевский, В. А. Кумаков, Ю. С. Насыров, В. П. Беденко, А. А. Жученко, И. А. Куперман, О. Ф. Кээрберг, И. М. Магомедов, Г. Ф. Некрасова и др. Тематика семинара включала актуальные проблемы современной физиологии растений, имеющие связь с практическими задачами сельскохозяйственного производства и селекции. Семинар действовал до 1994 г., его неизменным председателем был О. Д. Быков.

Значительное место в организационной и научной работе О. Д. занимали деловые контакты с опытными станциями ВИР и близкими по профилю работы научными учреждениями Советского Союза и социалистических стран (ЧССР, ВНР, ГДР, Куба). О. Д. курировал работы по фотосинтезу картофеля на Полярной опытной станции (г. Апатиты, В. И. Костюк), фотосинтезу зернобобовых (г. Орел, А. А. Гаврикова), фотосинтезу овощных в закрытом грунте (г. Норильск), фотосинтезу кенафа на Узбекской опытной станции технических культур (г. Ташкент, И. У. Анарбаев) и фотосинтезу ячменя (г. Дербент, Б. А. Мусааджиева).

Научные и дружеские связи были с учеными и лабораториями ряда стран (ЧССР, ГДР, ВНР, Куба). В течение многих лет на двусторонней основе лаборатория поддерживала связи с чехословацкими учеными: И. Чатским, И. Шантручеком (Институт экспериментальной ботаники, ЧССР), И. Я. Шетликом (Институт микробиологии, ЧССР), Л. Натром (Карлов университет, ЧССР) и др. Они выражались в проведении совместных исследований на базе как советской (ВИР), так и чехословацкой сторон, в подготовке совместных публикаций, приглашении на научные симпозиумы, обмене методическим опытом. Работа семинара, а также активное участие лаборатории в научном сотрудничестве со многими научными учреждениями Советского Союза и дру-

жеских стран сделали лабораторию О. Д. Быкова известной не только в СССР, но и за рубежом.

Большую научную и организационную работу в ВИР О. Д. совмещал с общественной — он дважды избирался депутатом Ленинградского городского Совета депутатов трудящихся (в 1977 и 1979 гг.), входил в состав Постоянной комиссии по охране и благоустройству города.

С 1995 по 1997 г. О. Д. Быков работал главным научным сотрудником в Международном центре «Биоэкологический контроль», принимая участие в эколого-физиологических исследованиях древесных растений, произрастающих в местах, подвергнутых повышенному антропогенному воздействию. Одновременно он продолжал разработку методических вопросов определения дыхательной способности растительных и животных объектов различной природы (семена, дрожжи, каллус и др.), а также участвовал в решении ряда научно-организационных вопросов.

С 1998 г. по настоящее время О. Д. Быков работает в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН. Он занимается экспериментальным изучением влияния на процессы фотосинтеза и дыхания стрессовых факторов — повышенных и пониженных температур, водного дефицита и обезвоживания, низкого уровня освещенности в сочетании с коротким световым днем, ультрафиолета, поллютантов. Его интересует, в какой мере ответная реакция зависит от фазы развития растений, от его генотипа и экологической принадлежности. Проводимые им исследования частично выполняются в порядке научного сотрудничества БИН с другими биологическими институтами страны (Мурманским морским биологическим институтом, СПбГУ, АФИ).

Используя радиометрическую технику и инфракрасный газовый анализ, О. Д. показал, что реакция растений на стрессовое воздействие, выражаемая в изменении показателей фотосинтеза, дыхания и темновой фиксации CO_2, неоднозначна в количественном выражении и определяется видом и исходным физиологическим состоянием растения, уровнем и длительностью стресса. В качественном отношении реакция имеет, как правило, универсальный характер.

Считая, что методика исследования и технические возможности эксперимента определяют наполовину успех работы, О. Д. в этом году поставил себе задачу «связать» отечественный инфракрасный газоанализатор с персональным компьютером. Решение этой задачи позволит изучать быстропротекающие процессы CO_2-газообмена и в несколько раз ускорит математическую обработку и анализ экспериментальных данных.

О. Д. Быков — автор более 150 опубликованных работ и 7 изобретений, отмеченных нагрудным знаком «Изобретатель СССР». Коллеги его из ВИР, физиологи растений БИН, СПбГУ и АФИ знают О. Д. как опытного методиста, изобретательного экспериментатора, серьезного и вдумчивого исследователя. Он способен находить оригинальные пути анализа и решения поставленных задач, часто применяя методы и подходы физики, химии и математики. Ему присущи большая увлеченность в работе, счастливое сочетание светлой головы и «золотых рук». Все, кто общается с О. Д., ценят его не только как энергичного ученого, но и как доброжелательного оптимистически настроенного и целенаправленного человека.

Друзья и коллеги поздравляют дорогого Олега Дмитриевича со знаменательной датой славного юбилея и желают ему здоровья, долгих лет жизни, благополучия, радости и счастья. Пусть успешно исполнятся его новые творческие замыслы на благо развития отечественной науки.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ О. Д. БЫКОВА

1959. Установка для опытов по фотосинтезу в токе радиоактивной углекислоты, основанная на использовании резиновых камер // Физиол. раст. 1959. Т. 6. Вып. 5. С. 627—629.

1960. Препаративное получение глюкозы, меченной радиоактивным изотопом углерода // Тр. Петергоф. биол. ин-та. № 18. С. 68—77.

1961. Установка для измерения углерода C^{14} в газовой фазе с помощью торцовых счетчиков // Вестн. ЛГУ. № 21. Вып. 4. С. 132—135.

Выращивание одноклеточных водорослей в атмосфере, содержащей $^{14}CO_2$ // Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Массовое культивирование водорослей». Л. С. 66. (Совместно с С. А. Мирославовой).

1962. К анализу кинетики газообмена растений на свету (теория вопроса) // Физиол. раст. Т. 9. Вып. 3. С. 325—333.

К анализу кинетики газообмена растений на свету (экспериментальная часть) // Физиол. раст. Т. 9. Вып. 4. С. 403—414.

Молекулярно-кинетическая модель фотосинтеза как процесса, зависящего от концентрации углекислого газа // Вестн. ЛГУ. № 15. Вып. 3. С. 66—75.

1963. Видимый газообмен растений на свету и участие новых продуктов фотосинтеза в дыхании // Тез. докл. на 2-й Межвуз. науч.-отчетной конф. «Университеты — сельскому хозяйству». Л. С. 242—243.

Некоторые вопросы взаимосвязи дыхания и фотосинтеза растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.

1964. Образование и превращение кислот первичного окисления сахаров // Физиол. раст. Т. 11. Вып. 3. С. 515—521. (Совместно с С. В. Солдатенковым).

Conferencias sobre cromatografia. Capitulo 1. Introduction. Capitulo 2. Cromatografia de adsorsion. Republica de Cuba. Ministerio de la industria azucarera. 56 p.

Conferencias de cromatografia. Capitulo 3. Cromatografia de Intercambio Ionico. Republica de Cuba. Universidad de la Habana. 83 p.

Conferencias sobre cromatografia. Capitulo 4. Cromatografia distributiva. Teoria general y cromatografia de papel. Republica de Cuba. Ministerio de la industria azucarera. 75 p.

1967. Метод разделения некоторых органических кислот с помощью ионообменной хроматографии // Сельхоз. биология. Т. 2. № 2. С. 290—295. (Совместно с Г. Н. Котляровой).

1968. К вопросу об измерении и величине изотопного эффекта при фотосинтезе // Докл. АН СССР. Т. 183. № 6. С. 1449—1451.

К вопросу о метаболизме кислот первичного окисления сахаров в листьях фасоли // Физиол. раст. Т. 15. № 1. С. 145—151. (Совместно с С. В. Солдатенковым и И. М. Магомедовым).

1969. Техника выращивания хлореллы в атмосфере $^{14}CO_2$ высокой удельной радиоактивности // Физиол. раст. Т. 16. Вып. 1. С. 169—174. (Совместно с В. Л. Карповым и Ю. М. Селезневым).

Об интенсивности дыхательного газообмена при фотосинтезе // Бюлл. ВИР. Л. Вып. 14. С. 19—24.

Методы комплексного изучения фотосинтеза / Под ред. О. Д. Быкова. Л.: Изд-во ВИР. 260 с.

1970. Способ исследования фотосинтеза. А. с. на изобретение № 279242 от 3 июня 1970 г.

Изучение фотосинтеза овощных культур // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 42. Вып. 3. С. 139—148.

Экспериментальные методы массовых измерений фотосинтеза с помощью $^{14}CO_2$ // Тез. докл. на «Всесоюзном совещании по унификации метода и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза». Л.; Пушкин: Изд-во ВИР. С. 11—15. (Совместно с О. В. Ивановым и В. А. Кошкиным).

Инфракрасный газовый анализ в исследованиях по фотосинтезу // Тез. докл. на «Всесоюзном совещании по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза». Л.; Пушкин: Изд-во ВИР. С. 16—29. (Совместно с О. В. Ивановым).

Температурные кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза яровой пшеницы различного происхождения // Докл. ВАСХНИЛ. № 12. С. 10—11. (Совместно с В. А. Кошкиным).

The Method of Calculation of Isotopic Effect in Photosynthesis and its Value // Photosynthetica. Vol. 4. N 3. P. 195—201.

1971. Лабораторная микромельница. А. с. на изобретение № 299256 от 13 января 1971 г. (Совместно с В. А. Кошкиным и Г. К. Никольским).

Прибор для исследования углекислотного газообмена растений. А. с. на изобретение № 306816 от 2 апреля 1971 г. (Совместно с О. В. Ивановым).

Использование ассимилятов в дыхательном газообмене растений // Реф. симп. «Транспорт ассимилятов и отложение веществ в запас». Владивосток. С. 11.

Анализ изменений удельной радиоактивности углекислого газа в закрытой системе при фотосинтезе // Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л.: Наука. С. 108—114. (Совместно с М. А. Быковой).

Кондуктометрическая лабораторно-полевая установка для массовых измерений интенсивности фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. 65 с. (Совместно с О. В. Ивановым).

1972. О связи между изменениями содержания ксантофиллов и выделением кислорода при фотосинтезе хлореллы // Докл. АН СССР. Т. 203. № 4. С. 965—969. (Совместно с Д. И. Сапожниковым, Т. Г. Масловой, М. И. Зеленским и В. С. Подинь).

1973. Методы комплексного изучения фотосинтеза / Под ред. О. Д. Быкова. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. 299 с.

Распределение крахмала и ультраструктура хлоропластов у растений, различающихся первичными продуктами фотосинтеза // Тр. Биолого-почвенного ин-та Дальневосточного науч. центра АН СССР. Новая серия. Владивосток. Т. 20 (123). С. 44—48. (Совместно с С. Е. Дунаевой).

Методы измерения константы скорости фотосинтеза и скорости фотодыхания по данным инфракрасного газового анализа // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. С. 15—32.

Установка для исследования кинетики фотосинтетического газообмена по $^{12}CO_2$ и $^{14}CO_2$ // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. С. 33—54. (Совместно с О. В. Ивановым).

Усовершенствованная установка для массового определения потенциальной интенсивности фотосинтеза радиометрическим методом // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. С. 55—62. (Совместно с В. А. Кошкиным).

Моделирование фотосинтетического газообмена: 1. Измерение параметров сорбции CO_2 щелочными растворами // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. С. 63—84. (Совместно с Л. К. Локуциевской, Л. А. Самойловой и О. В. Ивановым).

Моделирование фотосинтетического газообмена: 2. Измерение кинетических параметров выделения CO_2 бикарбонат-карбонатными растворами // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. С. 63—84. (Совместно с Л. К. Локуциевской и Л. А. Самойловой).

Упрощенный экспресс-метод анализа органических кислот растений с помощью хроматографии на бумаге // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: Изд-во ВИР. Вып. 2. С. 246—251. (Совместно с А. И. Есюниной).

Primary Carbon Metabolic Pool and the Use of New Photosynthetes in Respiration During Photosynthesis // Photosynthetica. Vol. 7. N 3. P. 232—237.

1974. Бескамерный способ изучения фотосинтеза (методические указания). Л.: Изд-во ВИР. 18 с.

Влияние концентрации углекислого газа на скорость фотодыхания // Проблемы фотоэнергетики растений. Алма-Ата. Вып. 2. С. 81—83.

Фотосинтез и содержание основных пигментов в листьях некоторых сортов кочанной, савойской и листовой капусты // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 51. Вып. 3. С. 100—114. (Совместно с Т. В. Лизгуновой, Г. А. Луковниковой и Г. А. Могилевой).

1975. Фотосинтез, рост и развитие растений / Под ред. О. Д. Быкова. Бюл. ВИР. Вып. 56. 80 с.

Физиологические исследования в области фотосинтеза // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 56. Вып. 1. С. 162—172.

Влияние изотопного состава CO_2 на кинетику фотосинтеза C_3- и C_4-растений // Бюл. ВИР. Вып. 56. С. 9—15. (Совместно с Л. К. Локуциевской и Л. А. Самойловой).

Активность фотосинтетического аппарата свеклы и ее зависимость от факторов внешней среды и плоидности // Бюл. ВИР. Вып. 56. С. 16—22. (Совместно с В. И. Галкиным, В. А. Кошкиным и В. И. Бурениным).

1976. Внутренние и внешние процессы фотосинтетического газообмена в связи с диффузией CO_2 в листе // Физиол. раст. Т. 23. Вып. 2. С. 238—246. (Совместно с Е. С. Левиным).

CO_2-газообмен и метаболические пулы углерода // Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. в Тарту—Тыравере 11—15 мая 1976. Тарту. С. 15—18.

К объяснению переходных процессов фотосинтетического CO_2-газообмена // Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений. Тез. докл. на Всесоюзном совещании в Тарту—Тыравере 11—15 мая 1976. Тарту. С. 19—22. (Совместно с Е. С. Левиным).

1977. Влияние температуры на изменение интенсивности фотосинтеза и дыхания диплоидов и полиплоидов картофеля // Генетика фотосинтеза. Тр. Всесоюз. симпозиума «Генетические аспекты фотосинтеза», проходившего в Душанбе 17—24 октября 1972 г. Душанбе. С. 241—249. (Совместно с В. И. Галкиным, Н. А. Житловой и В. А. Кошкиным).

Физиологические исследования мировых растительных ресурсов // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 60. Вып. 1. С. 134—139. (Совместно с Г. В. Удовенко).

1978. Методы комплексного изучения фотосинтеза / Под ред. О. Д. Быкова. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 61. Вып. 3. 177 с.

Простой метод определения параметров $^{12}CO_2$ и $^{14}CO_2$ фотосинтетического газообмена при низкой концентрации углекислого газа в условиях закрытой системы // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Вып. 3. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 61. Вып. 3. С. 3—12.

Автоматический прибор для измерения активности β-радиоактивных препаратов // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Вып. 3. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 61. Вып. 3. С. 13—16. (Совместно с В. А. Кошкиным, В. А. Черниковым и А. С. Ивановым).

Применение аналоговых вычислительных машин для моделирования процессов углекислотного газообмена при фотосинтезе и дыхании // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Вып. 3. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 61. Вып. 3. С. 17—44. (Совместно с Е. С. Левиным).

Использование углерода ^{14}C для изучения транспорта ассимилятов в растениях пшеницы // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Вып. 3. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 61. Вып. 3. С. 45—53. (Совместно с Р. С. Лимарь).

Фотосинтез и термоустойчивость картофеля при выращивании в условиях Заполярья // Бюл. ВИР. Вып. 82. С. 21—26. (Совместно с В. И. Костюком).

1979. Фотосинтез, рост и развитие растений / Под ред. О. Д. Быкова. Бюл. ВИР. Вып. 87. 81 с.

Дыхание листьев пшеницы на свету: связь с фотосинтезом // Бюл. ВИР. Вып. 87. С. 7—12.

Дыхание листьев пшеницы на свету: сравнение с выделением CO_2 в послесветовой период // Бюл. ВИР. Вып. 87. С. 12—18.

Скороспелость и некоторые физиологические характеристики пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. № 10. С. 3—6. (Совместно с М. И. Зеленским и Г. А. Могилевой).

1980. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных культур / Под ред. О. Д. Быкова. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 67. Вып. 2. 157 с.

Способ оценки теневыносливости сельскохозяйственных растений. А. с. на изобретение № 791327 от 1 сентября 1980 г. (Совместно с М. И. Зеленским и Г. А. Могилевой).

Проблема фотосинтеза в свете идей Н. А. Максимова // Бот. журн. Т. 65. № 12. С. 1734—1742.

Исследования по фотосинтезу в связи с задачами селекции как науки // Сельхоз. биология. Т. 15. № 3. С. 334—341.

Принципы построения классификатора фотосинтезирующих систем (на примере рода *Triticum* L.). Методические указания. Л.: Изд-во ВИР. 20 с.

Фотосинтетический CO_2-газообмен листьев пшеницы: анализ эффекта Варбурга // Физиол. раст. Т. 27. Вып. 6. С. 1125—1133. (Совместно с Б. В. Сахаровым).

Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 67. Вып. 2. С. 3—11.

Газообмен флагового листа и элементы продуктивности видов пшеницы и эгилопса // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 67. Вып. 2. С. 12—21. (Совместно с В. А. Кошкиным и А. К. Прядехиной).

Влияние температурных условий на поглощение и передвижение ^{14}C в растениях яровой пшеницы в период гаметогенеза // Почвенные процессы и пути регулирования питания растений в северо-западной зоне РСФСР. Науч. тр. ЛСХИ. Т. 394. С. 100—103. (Совместно с З. Д. Баранниковой, Т. И. Гудковой и И. И. Матвиенко).

1981. Температурная зависимость углекислотного компенсационного пункта C_3- и C_4-растений // Докл. ВАСХНИЛ. Т. 9. С. 17—19. (Совместно с В. А. Кошкиным и И. Чатским).

Carbon Dioxide Compensation Concentration of C_3 and C_4 Plants: Dependence on Temperature // Photosynthetica. Vol. 15. N 1. P. 114—121. (With V. A. Koshkin and I. Catsky).

1982. Фотосинтез, развитие и продуктивность сельскохозяйственных растений / Под ред. О. Д. Быкова. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 72. Вып. 2. 144 с.

О возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука. С. 294—310. (Совместно с М. И. Зеленским).

Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных культур // Сельхоз. биология. Т. 17. № 1. С. 14—27. (Совместно с М. И. Зеленским).

Терминология количественных характеристик при изучении роста, продуктивности и фотосинтеза сельскохозяйственных растений. Методические указания. Л.: Изд-во ВИР. 45 с. (Совместно с М. И. Зеленским).

Сравнительный физиологический анализ некоторых новых и стародавних сортов яровой пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 72. Вып. 2. С. 5—11. (Совместно с В. Г. Вержуком, О. В. Сахаровой и Е. А. Хлебниковой).

1983. Соотношение фотосинтеза и дыхания в CO_2 -газообмене на свету у C_3-растений в зависимости от температуры // Физиол. раст. Т. 30. Вып. 4. С. 629—636.

Адаптационный сдвиг температурной зависимости углекислотного компенсационного пункта листьев C_3-растений // Тез. докл. Всесоюз. конф. по теоретическим основам интродукции растений. М. С. 214. (Совместно с И. Чатским и В. А. Кошкиным).

1984. Влияние освещенности и температуры на кинетику индукции фотосинтеза светом у листьев ячменя // Докл. АН СССР. Т. 278. № 3. С. 766—768. (Совместно с Б. А. Мусааджиевой).

Сортовые различия в индукции фотосинтеза светом у ячменя // Докл. ВАСХНИЛ. № 4. С. 17—19. (Совместно с Б. А. Мусааджиевой).

Энергетическая и ассимиляционная способность листьев яровой пшеницы в онтогенезе у растений с различным вегетационным периодом // Проблемы скороспелости зерновых культур. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 84. С. 83—90. (Совместно с О. В. Сахаровой и В. Г. Вержуком).

О фотосинтезе и продуктивности новых перспективных сортов кенафа при семенном и зеленцовом посевах // Узбекский биологический журнал. № 4. С. 15—17. (Совместно с Х. Н. Назировым, Х. Т. Умаровым, И. У. Анарбаевым и Т. Б. Азизовым).

Сравнительный физиологический анализ некоторых сортов яровой пшеницы современной и стародавней селекции // Тез. докл. на Всесоюз. конф. «Физиолого-генетические основы интенсификации селекционного процесса». Саратов. С. 54—55. (Совместно с О. В. Сахаровой и В. Г. Вержуком).

Об изменении соотношения ассимиляционной и энергетической функции фотосинтетического аппарата листьев пшеницы в онтогенезе // Тез. докл. на V Респ. конф. «Физиологические основы повышения продуктивности и устойчивости зерновых культур». Целиноград. С. 34. (Совместно с О. В. Сахаровой).

Shift of the Curve Relating CO_2 Compensation Concentration to Temperature in C_3-Plants Due to Temperature Preconditioning // Photosynthetica. Vol. 18. N 1. P. 111—116. (With I. Catsky and V. A. Koshkin).

1985. Модель влияния фотосинтеза на дыхание листьев высших растений // Физиол. раст. Т. 32. Вып. 3. С. 421—430.

Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений (1980). На японском языке // Translated by «Green Energy Program». Vol. 60. N 3. P. 1—8.

Газообмен флагового листа и элементы продуктивности видов пшеницы и эгилопса (1980). На японском языке // Translated by «Green Energy Program». Vol. 60. N 3. P. 9—17. (With V. A. Koshkin and A. K. Pryadekhina).

Differences in Ontogenetic Changes in Photosynthetic Capacity and Phosphorylation Rate of Wheat Leaves // Photosynthetica. Vol. 19. N 1. P. 80—87. (With O. V. Sakharova).

1986. Кинетика CO_2-газообмена листьев высших растений на свету: Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. М. 43 с.

Влияние сроков сева растений зеленцового кенафа на КПД ФАР в условиях Ташкентской области // Тр. Узбек. опыт. станции лубяных культур. Ташкент. Вып. 15. С. 13—16. (Совместно с И. У. Анарбаевым и Т. Х. Умаровым).

1987. Н. И. Вавилов — создатель научных основ селекции растений // Тез. докл. на Всесоюз. конф. «Проблемы генетики, селекции и интенсивной технологии с.-х. культур». Душанбе. С. 14—16.

Экологическая и видовая дифференциация пшеницы по уровню фотосинтетической активности // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 100. С. 186—203. (Совместно с М. И. Зеленским).

1988. Фотосинтез, развитие и продуктивность сельскохозяйственных культур / Под ред. О. Д. Быкова. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 121. 129 с.

Первичный метаболический пул углерода и его роль во взаимосвязи фотосинтеза, дыхания и азотного метаболизма // Азотное питание и продуктивность растений. Тр. БиНИИ ЛГУ. Л. № 39. С. 113—140.

Реактивность фотосинтетического аппарата и метод ее измерения // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 121. С. 54—62. (Совместно с Б. А. Мусааджиевой).

Изменение ассимиляционной способности и энергетики фотосинтеза листьев в онтогенезе растений пшеницы // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 121. С. 62—69. (Совместно с О. В. Сахаровой).

О соотношении между скоростью фотосинтетического газообмена и фотовосстанавливающей активностью хлоропластов яровой пшеницы // Физиол. и биохим. культ. раст. Т. 20. № 5. С. 452—460. (Совместно с М. И. Зеленским и Г. А. Могилевой).

1989. Анализ растений по ростовым показателям на начальных этапах онтогенеза. Методические указания. Л.: Изд-во ВИР. 18 с. (Совместно с И. И. Матвиенко, А. К. Прядехиной, Е. А. Саганяк, О. В. Сахаровой и Е. А. Хлебниковой).

Генотипическое разнообразие и засухоустойчивость видов пшеницы по ряду фотосинтетических параметров // Исходный материал для селекции пшеницы и тритикале. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 127. С. 100—111. (Совместно с С. В. Чернышевой).

Способ определения скороспелости колосовых зерновых культур на ранних этапах развития // А. с. на изобретение № 1494881 от 22.03.1989 г. (Совместно с Е. А. Саганяк, О. В. Сахаровой, А. В. Сидоровым и И. П. Шитовой).

1990. Способ определения реактивности фотосинтетического аппарата высших растений // А. с. на изобретение № 1581236 от 1 апреля 1990 г. (Совместно с Б. А. Мусааджиевой).

Определение ассимиляционной способности листьев в многоканальной установке с инфракрасным газоанализатором // Изучение фотосинтеза методом инфракрасного газового анализа. М.: Наука. С. 28—38.

Определение параметров CO_2-газообмена растений в замкнутых системах // Изучение фотосинтеза методом инфракрасного газового анализа. М.: Наука. С. 75—83. (Совместно с В. Л. Вознесенским).

Значение энергетической функции хлоропластов в продуктивности яровой пшеницы // Сб. науч. тр. «Фотосинтез и продуктивность растений». Саратов. С. 155—159. (Совместно с О. В. Сахаровой).

1991. Яровая пшеница. Характеристика сортов по показателям фотосинтеза, роста и развития // Под ред. О. Д. Быкова. Каталог мировой коллекции ВИР. Л. Вып. 604. 25 с. (Совместно с М. И. Зеленским, Г. А. Могилевой, В. А. Кошкиным, О. В. Сахаровой, К. А. Макашариповой, В. Г. Вержуком и Т. В. Наумовой).

Определение скороспелости колосовых зерновых культур на ранних этапах развития. Методические указания. Л.: Изд-во ВИР. 13 с. (Совместно с О. В. Сахаровой, Е. А. Саганяк, А. В. Сидоровым и И. П. Шитовой).

Фотосинтез в культуре первичного каллуса картофеля // Тез. докл. на Междунар. конф. «Фотосинтез и фотобиотехнология». Пущино. С. 106—107. (Совместно с Е. А. Казаковой).

1992. Способ определения экологической стабильности колосовых зерновых культур на ранних этапах развития растений // А. с. на изобретение № 1785613 от 8 сентября 1992 г. (Совместно с О. В. Сахаровой, Е. А. Саганяк и И. П. Шитовой).

1993. Физиологические основы продуктивности растений и факторы внешней среды / Под ред. О. Д. Быкова. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 149. 177 с.

Влияние факторов среды и генотипа на ростовые и фотосинтетические показатели яровой пшеницы // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 149. С. 32—44. (Совместно с О. В. Сахаровой и Е. А. Саганяк).

Влияние засухи на изменчивость морфофизиологических признаков фотосинтеза и продуктивность мягкой яровой пшеницы // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 149. С. 149—158. (Совместно с С. В. Чернышевой).

Связь изменчивости морфофизиологических признаков фотосинтеза и продуктивности мягкой яровой пшеницы с ее засухоустойчивостью // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: Изд-во ВИР. Т. 149. С. 158—166. (Совместно с С. В. Чернышевой).

Фотосинтез и морфогенез в культуре стеблевого каллуса картофеля // Тез. докл. на 3-м съезде ВОФР. СПб. Т. 1. С. 73. (Совместно с Е. А. Казаковой).

Изменчивость физиологических характеристик пшеницы на начальных этапах онтогенеза под влиянием факторов среды в связи с проблемой экологической пластичности // Тез. докл. на 3-м съезде ВОФР. СПб. Т. 1. С. 506. (Совместно с О. В. Сахаровой и Е. А. Саганяк).

Роль генетического фактора в изменчивости физиологических признаков при адаптации мягкой пшеницы к засухе // Тез. докл. на 3-м съезде ВОФР. СПб. Т. 1. С. 507. (Совместно с С. В. Чернышевой).

CO_2-factor in photosynthesis // Proceedings the Russian-Finish symposium «Elaboration of ecologically safe methods for agriculture». St. Petersburg. P. 43.

1995. Adaptation of wheat to abiotic environment factors in relation to breeding // Proceedings the XIV Eucarpia Congress «Adaptation in plant breeding». Finland. Juvaskyla. P. 78. (With O. Sakharova and E. Saganjak).

Ecological plasticity of the samples *Triticum* L. // Proceedings the XIV Eucarpia Congress «Adaptation in plant breeding». Finland. Juvaskyla. P. 78. (With O. Sakharova and A. Filatenko).

1997. Кинетика CO_2-темнового дыхания пшеницы в процессе обезвоживания растений // Физиол. раст. Т. 44. Вып. 3. С. 373—378.

Дыхание в системе биоэкологического контроля // Физико-химические основы физиологии растений в биотехнологии: Третий ежегодный симпозиум. М. С. 48. (Совместно с Э. И. Слепяном и Н. М. Катаевой).

1998. Дыхание проростков ячменя при обезвоживании в связи с условиями выращивания и сортовой принадлежностью растений // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. Тез. докл. на II (X) съезде Русского ботанического общества (26—29 мая, 1998 г. Санкт-Петербург). Т. 1. С. 366. (Совместно с Я. А. Туде и О. В. Сахаровой).

1999. Темновое дыхание и удельная оводненность вегетативных почек липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.), произрастающей в историческом центре Санкт-Петербурга, в осенне-зимне-ранневесенние сроки // Региональная экология. № 4. С. 95—108. (Совместно с Э. И. Слепяном и Н. М. Катаевой).

2001. Дыхание лишайника *Cladonia alpestris* в связи с температурой акклимации и его водным статусом // Тез. докл. на Междунар. конф. «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI в.». Сыктывкар. С. 30—31.

Влияние нефти и нефтепродуктов на фотосинтез макроводорослей литорали Баренцева моря // Там же. С. 32—33. (Совместно с Г. М. Воскобойниковым и Е. Ф. Марковской).

2002. Первичный метаболический пул углерода в листьях растений: связь с CO_2-газообменом (математическая модель) // Тр. Междунар. науч.-практ. конф. «Агрофизика XXI века». СПб. С. 338—342.

Первичный метаболический пул углерода в листьях растений: связь с азотным обменом (математическая модель) // Тр. Междунар. науч.-практ. конф. «Агрофизика XXI века». СПб. С. 343—345.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581. 553

© А. И. Соломещ, В. Б. Мартыненко, Б. М. Миркин

N. ERMAKOV, J. DRING, J. RODWELL. CLASSIFICATION OF CONTINENTAL HEMIBOREAL FORESTS OF NORTH ASIA // BRAUN-BLANQUETIA. 2000. VOL. 28. P. 1—131 (*Н. ЕРМАКОВ, Дж. ДРИНГ, Дж. РОДВЕЛЛ.* КЛАССИФИКАЦИЯ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ГЕМИБОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ АЗИИ // BRAUN-BLANQUETIA. 2000. Т. 28. С. 1—131)

A. I. SOLOMESHCH, V. B. MARTYNENKO, B. M. MIRKIN. *N. ERMAKOV, J. DRING, J. RODWELL.* CLASSIFICATION OF CONTINENTAL HEMIBOREAL FORESTS OF NORTH ASIA // BRAUN-BLANQUETIA. 2000. VOL. 28. P. 1—131

Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
Факс (3472) 35-62-47
E-mail: seryam@anrb.ru
Поступила 21.01.2002

Как отмечается в кратком «Введении», метод Браун-Бланке развивался преимущественно на уровне выявления экологических закономерностей растительности небольших районов. Это не соответствует современным задачам науки о растительности и экологии, связанным с разработкой прогноза изменений растительности при глобальных изменениях климата и охране биоразнообразия обширных регионов. В большинстве работ изменения растительности в глобальном масштабе рассматриваются на физиономической основе. В качестве единственного примера анализа изменений растительности в макромасштабе приводятся викариантные классы европейских Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger, 1937 и дальневосточных дубовых лесов Fagetea crenatae Miyawaki, Ohba et Murase, 1964. К этому примеру можно добавить работу V. Golub (1994), в которой рассмотрены сообщества солончаковых лугов в широком географическом спектре от Монголии до Восточной Европы.

Тем не менее совершенно очевидно, что работ, где метод Браун-Бланке используется для оценки изменений растительности в глобальном масштабе, немного. Именно поэтому рецензируемая монография во многом уникальна: авторы рассматривают изменение лесной растительности на градиентах «широтная зональность» и «континентальность» на обширнейшей территории Сибири и Дальнего Востока. При этом они конструируют полную синтаксономию с иерархией от класса до ассоциаций и субассоциаций и характеризуют выделенные синтаксоны в соответствии с требованиями «Кодекса фитосоциологической номенклатуры». Это позволяет нам, предваряя рассмотрение содержания монографии, оценивать ее как крупный вклад в развитие синтаксономии растительности Евразии.

Гемибореальные леса в понимании авторов — это леса, переходные от таежных к широколиственным, что соответствует подзоне субтайги в понимании отечественных ботанико-географов с доминированием и часто монодоминированием, небольшого числа древесных видов: *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *B. platyphylla*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii*.

Авторы дают критический анализ работ по синтаксономии данного региона и показывают, что ранее опубликованные материалы достаточно фрагментарны. Кроме того, многие синтаксоны описаны невалидно, и по этой причине ряд предложенных ранее единиц (классы Irido-Laricetea sibiricae Zhitlukhina et Mirkin, 1987, Milio-Abietetea sibiricae Zhitlukhina, 1988) пересмотрены, что вполне правомочно. При выявлении общих закономерностей изменения флористического состава гемибореальных лесов такой пересмотр синтаксономии неизбежен.

В основу данной работы положено 1580 геоботанических описаний лесов Урала, юга Западной и Центральной Сибири, Алтая, Саян, Забайкалья и Дальнего Востока. Большая часть этих описаний начиная с 1984 года была выполнена Н. Б. Ермаковым. В работе также были использованы описания, выполненные в разное время сотрудниками Центрального сибирского ботанического сада СО РАН Е. Лапшиной, Ю. Маскаевым, Г. Павловой, Н. Водопьяновой, А. Куминовой, И. Коротковым, А. Королюком, Т. Мальцевой, Н. Макуниной. Кроме того, в книге собраны воедино и обобщены данные из множества публикаций, авторы которых описывали и классифицировали леса отдельных регионов Северной Азии.

Синтаксономическая система, полученная в результате этой работы, дает целостную картину вариации флористического состава гемибореальных лесов Северной Азии. Все разнообразие изученных сообществ отражено в данной системе 5 классами (Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky, 1991; Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger, 1937; Pulsatillo-Pinetea sylvestris Oberd., 1992, Querco mongolicae-Betuletea davuricae Ermakov et Petelin in Ermakov, 1997, Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae K. Korotkov et Ermakov, 1999), 8 порядками, 16 союзами и 90 ассоциациями. 3 из 5 классов впервые были выделены для территории Сибири. Упорядоченные таким образом материалы позволили выявить ряд закономерностей изменения состава и структуры гемибореальных лесов Северной Азии. Было показано, в частности, что при нарастании континентального климата происходят следующие изменения:

— увеличивается ксероморфизм доминирующих древесных пород (широколиственные и мелколиственные породы сменяются светлохвойными вечнозелеными, а затем светлохвойными листопадными);

— уменьшается число видов древесных, обедняются и упрощаются структуры древостоя от многоярусного до одноярусного;

— древостой осветляется (от сомкнутых субокеанических до открытых континентальных лиственничников);

— в составе травяного яруса возрастает роль ксерофитных и криофитных видов и снижается роль термофильных и умеренно-термофильных мезофитов;

— возрастает переменность водного режима почв, которая ведет к совмещению в одних сообществах видов разной экологии — от мезофитов до ксерофитов.

Кратко рассмотрим систему высших единиц, предложенную одним из авторов книги — Н. Б. Ермаковым.

Класс Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky, 1991 объединяет сосново-лиственничные и березовые леса, которые отличаются наиболее широким ареалом и разнообразием типов. Они распространены от Южного Урала на западе до озера Байкал на востоке. Относительно термофильные леса этого класса дифференцируются присутствием *Pleurospermum uralense*, *Serratula coronata*, *Agrimonia pilosa*, *Lilium pilosiusculum*, ареалы которых более или менее совпадают с ареалом данного класса, а также видами с евро-сибирским типом ареала, такими как *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Vicia sepium*, *Angelica sylvestris*, *Pulmonaria mollis*. Эти леса отличаются невысокой сомкнутостью древесного яруса и хорошо развитым травяным ярусом. Поэтому в русскоязычной литературе их называют «травяными лесами». Разнообразие лесов этого класса отражено 3 порядками (Carici macrourae-Pinetalia sylvestris Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky, 1991; Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al., 2000; Calamagrostio epigei-Betuletalia pendulae Korolyuk in Ermakov et al., 2000), 6 союзами и 42

ассоциациями. Порядки соответственно объединяют типичные субатлантические гемибореальные леса Южной Сибири, светлохвойные и хвойно-мелколиственные континентальные гемибореальные леса Южного Урала и зональные березовые (с участием осины и сосны) гемибореальные леса южной части Западно-Сибирской низменности.

Класс Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger, 1937 объединяет наиболее термофильные в Сибири субнеморальные пихтовые и осиновые леса. Основанием для отнесения гемибореальных сибирских лесов к европейскому классу послужило присутствие в них целого ряда типичных для европейских лесов видов *Milium effusum*, *Dryopteris filix-mas*, *Stachys sylvatica*, *Paris quadrifolia*, *Adoxa moschatellina* и др. Сообщества этого класса в Сибири представляют реликтовые леса, имеющие дизъюнктивный ареал и сохранившиеся в отдельных районах Алтае-Саянской горной системы как результат локального сохранения относительно мягких, пригодных для произрастания видов европейской флоры мезоклиматических условий. Класс включает 1 порядок, 2 союза и 12 ассоциаций. Для отражения своеобразия сибирских лесов выделен новый подпорядок Abietenalia sibiricae Ermakov, 2000.

Класс Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae Korotkov et Ermakov, 1999 включает гемибореальные лиственничные леса горных районов Южной Сибири и Монголии с ультраконтинентальным климатом. Они формируются в условиях сухого холодного климата. Ведущими факторами для определения их видового состава служат зимние промерзания почв из-за отсутствия или слабого развития снежного покрова и летние засухи. Сообщества класса диагностируются присутствием видов, приспособленных к жизни в таких экстремальных для лесной растительности условиях: *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Aconitum barbatum*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Carex pediformis*, *C. kirilowii*, *Pulsatilla patens*, *Thalictrum foetidum* и др. Характерно присутствие степных видов. В той части ареала, где эти леса перекрываются с ареалом класса Brachypodio-Betuletea сообщества класса Rhytidio-Laricetea занимают более ксеротермные местообитания, граничащие со степями. Разнообразие сообществ в пределах класса отражено 2 порядками (Festuco ovinae-Laricetalia sibiricae I. Korotkov et Ermakov, 2000; Carici pediformis-Laricetalia sibiricae Ermakov in Ermakov et al., 1991), 5 союзами и 21 ассоциацией.

Класс Querco mongolicae-Betuletea davuricae Ermakov et Petelin in Ermakov, 1997 объединяет зональные типы леса в условиях более мягкого умеренно-теплого климата Маньчжурии и Даурии. Для них характерно присутствие видов умеренно термофильной ксеро-мезофитной восточноазиатской флоры: *Betula davurica*, *Adenophora sublata*, *A. pereskiifolia*, *Calamagrostis brachytricha*, *Campanula cephalotes*, *Carex lanceolata*, *Elymus confusus*, *Fragaria orientalis*, *Geranium eriostemon*, *Iris uniflora*, *Lilium pensylvanicum*, *Rosa davurica*, *Synurus deltoides*, *Seseli seseloides*, *Vicia pseudorobus* и др. Эти леса представляют собой восточный викариант класса Brachypodio-Betuletea. Но если первый образован видами евро-сибирской флоры, то леса класса Querco-Betuletea сформировались на основе видов восточноазиатского распространения. В данном классе описаны: 1 порядок (Querco mongolicae-Betuletea davuricae Ermakov, 1997), 2 союза (Kitagawio terebinthaceae-Betulion davuricae Ermakov, 1997, Ligulario fischeri-Betulion davuricae Ermakov, 1997) и 13 ассоциаций.

Традиционный класс Pulsatillo-Pinetea sylvestris Oberd., 1992 объединяет азональные ксерофитные псамофитные сосновые леса. Впервые они были описаны в Центральной Европе. В книге описаны сибирские аналоги европейских лесов этого класса, которые распространены в аридных и семиаридных условиях у южной границы распространения лесов. В равнинных областях граница проходит на широте 49°50′. Леса этого класса в Сибири диагностируются присутствием *Festuca beckeri*, *Artemisia scoparia*, *Koeleria glauca*, *Carex supina*, *C. ericetorum*, *Silene baschkirorum*, *Gypsophylla altissima*, *G. paniculata*, *Jurinea cyanoides*. К данному классу отнесены 1 порядок (Koelerio glaucae-Pinetalia sylvestris Ermakov, 1999), 1 союз (Koelerio glaucae-Pinion sylvestris Ermakov, 1999) и 2 ассоциации.

Как известно, система Браун-Бланке — открытая и развивающаяся, и поэтому при пополнении материала о растительных сообществах гемибореальных лесов неизбеж-

но будут происходить уточнения и изменения классификации, последняя при всех ее достоинствах не лишена некоторых недостатков. В частности, неудачно выбран номенклатурный тип порядка Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris и союза Veronico teucrii-Pinion sylvestris, объединяющих южноуральские сосновые леса. В качестве их номенклатурного типа выбрана ассоциация Genisto tinctoriae-Betuletum pendulae, объединяющая березово-осиновые леса, которые на Южном Урале представляют вторичные, восстановившиеся после сплошных рубок сообщества, производные от сосновых и лиственничных лесов. Такое решение создаст определенные трудности фитосоциологам, которые в дальнейшем будут работать в уральском регионе.

Рецензируемая книга представляет собой первый опыт монографической обработки по синтаксономии лесов столь крупного географического региона, что стало возможным благодаря сотрудничеству с европейскими коллегами Джоном Родвеллом, Джулианом Дрингом и Стефаном Хеннекенсом, оказавшим помощь в освоении и использовании современных программных средств обработки данных TURBOVEG и программы MEGATAB.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Golub V. B. Class Asteretea tripolium on the territory of the former USSR and Mongolia // Folia Geobot. Phytotax. 1994. Vol. 29. P. 15—54.

УДК 019.94 : 002.01 : 581.9 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© С. В. Саксонов, Н. В. Конева

А. А. СОЛЯНОВ. ФЛОРА ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ. ПЕНЗА: ИЗД-ВО ГОС. ПЕД. ИН-ТА. 2001. 310 С.

S. V. SAKSONOV, N. V. KONEVA. *A. A. SOLJANOV*. FLORA OF THE PENZA REGION. PENZA. 2001. 310 P.

Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: ecolog@attack.ru
Поступила 30.10.2002

Наконец-то ботаники-флористы могут ознакомиться с итогами главной многолетней (начиная с 1949 г.) работы доцента кафедры ботаники Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского (ПГПУ), хранителя Гербария Приволжской возвышенности Александра Андриановича Солянова.

Еще 7 лет назад, выступая на российской конференции «Флора Центральной России» в Липецке, член-корреспондент РАН профессор В. Н. Тихомиров (1995), подводя итоги изучения среднерусской флоры, не нашел новых фактов, позволяющих увидеть прогресс в изучении пензенской флоры. В другой работе, характеризующей степень ботанической изученности Средней России, констатируется, что: «Создание современной „Флоры" весьма актуально, но Пензенская область изучена еще неравномерно и в целом совершенно недостаточно» (Тихомиров и др., 1998 : 21).

Выход в свет монографии А. А. Солянова закрывает последнюю брешь первого приближения в изучении предволжской флоры и открывает возможность для подготовки капитальной сводки по флоре единой флористической провинции, каковой является Приволжская возвышенность (Саксонов, 1998, 2001).

В рецензируемой работе имеется Предисловие, написанное заведующим кафедрой ботаники ПГПУ, профессором В. Н. Хряниным (с. 4) и Введение автора книги (с. 5—8), раскрывающее композицию издания. В книге 6 глав, в 1—3-й из которых ха-

рактеризуются природные условия (с. 9—12), описывается растительность (с. 13—18), приводится краткая история ботанического изучения (с. 19—24). Центральная, 4-я глава работы — «Обзор флоры» — занимает 40 % от объема книги (с. 25—151). Заключительные главы (5-я и 6-я) посвящены анализу флоры (с. 151—162) и основным задачам изучения и охраны редких растений (с. 256). Список использованной литературы является крайне неполным, содержащим всего 66 источников.

Значительную часть в работе занимают разносторонние справочные материалы — различные указатели, целесообразность некоторых из них, как например индексов семейств, в данном сочинении весьма сомнительна. Завершает монографию краткая справка о Гербарии им. И. И. Спрыгина, хранящегося в ПГПУ, объем коллекций которого составляет более 170 000 листов. Это собрание, безусловно, является крупнейшим в Поволжье, а его сохранность целиком и полностью обеспечивается бессменным куратором Соляновым.

Перейдем к рассмотрению основной части монографии, посвященной собственно флоре Пензенской обл. Отрадно, что в книге приведен довольно полный (но не аннотированный) список моховидных, в котором 173 вида из 49 семейств. Это значительный прогресс в изучении мхов Приволжской возвышенности.

В конспекте весь материал (от отдела до рода) изложен по системе, предложенной А. Л. Тахтаджяном (1987). При каждом виде дана следующая информация: латинское и русское названия, жизненная форма, средняя высота растения, сроки цветения, сведения о распространении, а для редких видов указаны конкретные места произрастания на основании гербарных этикеток. Поскольку автором не разработана схема флористического районирования Пензенской обл., сведения о распределении видов очень отрывочны и не дают общей картины их пространственного размещения. Не указаны и административные районы, в которых встречается тот или иной вид. Все это значительно затрудняет последующий флоро-географический анализ (которого, кстати, нет в монографии) и не способствует организации территориальной охраны типичных, редких и уникальных элементов флоры. Отсутствуют сведения о реликтовых, эндемичных и адвентивных растениях.

Сосудистые растения Пензенской обл., по данным Солянова, представлены 1238 видами из 527 родов и 120 семейств. Из табл. 3 (с. 154) видно, насколько высоко разнообразие этой группы в изученной флоре на фоне лесостепи всей Приволжской возвышенности, в которой известно 2010 видов, 624 рода и 132 семейства.

В целом, давая положительную характеристику работе Солянова, укажем на некоторые ее недочеты.

Вызывают сомнение сведения о произрастании в Пензенской обл. ряда видов.

Ranunculus polyrhizos Steph. (с. 39), собранный Соляновым 8 IX 1962 в «окр. Пензы..., ольшаник по ручью Дунай». Данный вид — растение сухих карбонатных склонов, цветущее рано весной или заканчивающее свой сезонный цикл развития уже в начале июня. Нам не известно ни одного пункта произрастания этого вида в лесостепной части Приволжской возвышенности, за исключением Самарской Луки.

Dianthus acicularis Fisch. ex Ledeb. (с. 44), собранный С. Посельским 29 VII 1933 «Лунинский р-н, с. Старая Кутля... песчаный бугор на опушке соснового леса». В европейской части этот вид приурочен к юго-восточной, заволжской части, к Среднему и Южному Уралу, являясь скально-горно-степным эндемиком Урала (Горчаковский, Степанова, 1996). Изолированный фрагмент ареала охватывает Жигули (Саксонов, 1990). Наиболее вероятно, что речь идет о другом виде — *D. volgicus* Juz., произрастание которого известно в соседних областях: Ульяновской и Саратовской. Однако не всеми авторами принимается самостоятельность этого таксона. Так, по мнению А. К. Скворцова (1995), *D. volgicus* является синонимом *D. arenarius* L., включенного в список пензенской флоры (с. 44).

Aulacospermum multifidum (Smith) Meinsh., собранный Т. Пчелинцевой в 1982 г. «Малосердобинский р-н, с. Чунаки... лиственный лес, около лесного болота». В европейской части это растение приурочено к юго-восточной, заволжской части, к Сред-

нему и Южному Уралу, являясь эндемиком Урала (Князев, 1996), изолированный фрагмент ареала ранее охватывал Жигули, где вид был впервые найден С. И. Коржинским (1898), но впоследствии, по-видимому, исчез (Саксонов, 2000).

Вызывает сожаление, что Солянов не включил в свой обзор ряд таксонов, описанных впервые с территории Пензенской обл. Среди последних — *Filaginella rossica* (Kirp.) Tzvel. (Кирпичников, 1960 : 349), *Ranunculus sprygіnii* Tzvel. (Цвелёв, 1995).

Нет во «Флоре Пензенской области» упоминаний о ряде интересных находок, опубликованных в литературе, как, например, *Viola* × *burnatii* Grenli., *V.* × *heterocarpa* Borb., *V.* ×*oriphila* Wiesb. (Спрыгин, 1927), *V. riviniana* Reichenb. (Никитин, 1988), *V.* × *borussica* W. Beck. (Васюков, 1999), а также *Carex stenophylla* Wahlenb., *Juncus alpino-articulatus* Chaix, *Hylotelephium stepposum* (Boriss.) Tzvel., *Salix vinogradovii* A. Skvorts., *Syrenia siliculosa* (Bieb.) Andrz. (Васюков, 1999).

Не включены в работу и адвентивные виды, широко внедряющиеся в аборигенные флористические комплексы, находки которых уже были опубликованы. Среди них: *Atriplex latifolia* Wahlenb., *Oenothera salicifolia* Desf. ex D. Don. fil., *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel. (Васюков, 1999), *Amaranthus hypochondriacus* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Васюков, 2000), *Corispermum canescens* Schult. (Солянов, 1963).

Несколько поспешно составлен список дифференцирующих видов, встречающихся в Пензенской обл., но, по авторским сведениям, отсутствующих в других частях Приволжской возвышенности (с. 155). Так, *Alchemilla atrifolia* Zam., *A. conglobata* Lindb. fil., *A. exilis* Juz., *A. glabricaulis* Lindb. fil., *A. hebescens* Juz. встречаются в Чувашии и Мордовии (Тихомиров, 1996, 1998; Тихомиров, Силаева, 1990); *Draba sibirica* (Pall.) Thell. обнаружена в Мордовии (Силаева, Бармин, 2001); *Eleocharis ovata* (Roth) Roem. et Schult. встречается на Самарской Луке (Малиновская, Плаксина, 2000) и в окрестностях Хвалынска (Плаксина и др., 1993); *Euphrasia fennica* Kihlm. отмечена в Мордовии, Чувашии, правобережной части Республики Татарстан (Тихомиров, Силаева, 1990; Бакин и др., 2000), *E. parviflora* Schag. — на Самарской Луке (Саксонов, Цвелёв, 1991). Гораздо шире, а не только в Пензенской обл., распространены *Gladiolus tenuis* Bieb. (Ульяновская и Саратовская области), *Juncus inflexus* L. (Мордовия, Саратовская обл.), *Marrubium praecox* Janka (Саратовская обл.), *Melilotus altissimus* Thuill. (предволжская часть Республики Татарстан), *Rumex patientia* L. (Саратовская обл.), *Stellaria hebecalyx* Fenzl (Чувашия, Самарская Лука, Саратовская обл.), *Verbascum densiflorum* Bertol. (предволжская часть Республики Татарстан).

Работа иллюстрирована 60 картосхемами, 40 из которых показывают распространение редких видов сосудистых растений и 20 — местонахождения «иноземных» (в трактовке Солянова) деревьев и кустарников. Особым списком (с. 155—256) приводятся 28 видов растений, которые продолжительное время (с 1894 г.) не отмечаются в Пензенской обл., среди них такие интересные виды, как *Empetrum nigrum* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Subularia aquatica* L. и др.

И наконец, книга А. А. Солянова издана на очень хорошей бумаге, с четким шрифтом, в жестком переплете. Вероятно, поэтому в глаза бросаются опечатки в латинских названиях растений и в русском языке. Верстка книги выполнена непрофессионально. В главе 4 отсутствие пробелов между семействами и родами затрудняет чтение текста. Отсутствие сквозной нумерации видов также затрудняет знакомство с содержательной частью. В книге часто встречаются незаполненные текстом страницы. Все перечисленные недостатки были бы легко устранимы, если бы у книги был редактор.

Тем не менее публикация «Флоры Пензенской области», пусть даже с устаревшей номенклатурой и неясными взглядами автора на объем многих видов — крупное явление в ботанической жизни. Теперь для последующих исследователей не будет возникать этических проблем, связанных с приоритетом при публикации новых сведений по флоре этого интереснейшего региона Приволжской возвышенности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Васюков В. М. Конспект флоры сосудистых растений заповедника «Приволжская лесостепь» // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике: Тр. Гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 47—87.

Васюков В. М. Находки некоторых эргазиофитов в Пензенской обл. // Флористич. и геоботанич. исследования в Европ. России: Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. А. Д. Фурсаева (21—24 августа 2000 г.). Саратов, 2000. С. 14.

Горчаковский П. Л., Степанова А. В. Гвоздика иглолистная // Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. С. 118.

Князев М. С. Бороздоплодник многораздельный // Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. С. 223.

Кирпичников М. Э. Конспект видов рода *Gnaphalium* L. (emend.), *Synchaera* Kirp. и *Omalotheca* Cass., обитающих в СССР // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л., 1960. Т. 20. С. 296—313.

Коржинский С. И. (Korshinsky S.) Tentamen florae Rossiae Orientalis, in est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis atque Simbirsk. Зап. Императ. АН по физ.-мат. отд. 1898. Т. 7. № 1. 566 с.

Малиновская Е. И., Плаксина Т. И. Материалы к инвентаризации флоры национального парка «Самарская Лука» // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. А. Д. Фурсаева (21—24 августа 2000 г.). Саратов, 2000. С. 27—30.

Никитин В. В. Флористические находки видов рода *Viola* L. (*Violaceae*) в центральных районах средней полосы европейской части СССР // Тр. II Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ, 1988. № 5682-В88. С. 56—68.

Плаксина Т. И., Матвеев В. И., Саксонов С. В. и др. Критические заметки к флоре сосудистых растений правобережья Средней Волги // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 79—119.

Саксонов С. В. Волго-Уральские эндемы на Самарской Луке // Молодые ученые и специалисты — производству: Тез. докл. обл. науч.-технич. конф. (ноябрь 1990 г.). Куйбышев, 1990. Сб. 1. С. 65.

Саксонов С. В. И. И. Спрыгин и насущные проблемы изучения флоры Приволжской возвышенности // Матер. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, 24—26 мая 1993 г. Пенза, 1998. С. 32—42.

Саксонов С. В. Динамика Флоры Самарской Луки // Заповедное дело: Научно-методические записки Комиссии по заповедному делу РАН. 2000. Вып. 6. С. 70—83.

Саксонов С. В. Концепция, задачи и основные подходы регионального флористического мониторинга в целях охраны биологического разнообразия Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2001. 36 с.

Саксонов С. В., Цвелёв Н. Н. Флористические находки на Самарской Луке. Сообщение 2 // Самарская Лука: Бюл. 1991. № 2. С. 215—220.

Силаева Т. Б., Бармин Н. А. Новые сведения о флористических находках адвентивных видов в Мордовии // Флористические исследования в Центральной России: матер. науч. совещ. (Рязань, 29—31 января 2001 г.). М., 2001. С. 145—148.

Скворцов А. К. К изучению флоры Саратовской обл. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 4. С. 81—94.

Солянов А. А. Флора и растительность Пензенской обл. и некоторые вопросы их рационального использования // Уч. Зап. Пенз. гос. пед. ин-та им. В. Г. Белинского. Пенза, 1963. Вып. 10. С. 128—174.

Спрыгин И. И. О некоторых редких растениях Пензенской губернии (Четвертое сообщение). Пенза, 1927. 16 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тихомиров В. Н. Последнее десятилетие в исследовании среднерусской флоры (успехи, тенденции, надежды и разочарования) // Флористические исследования в Центральной России: матер. науч. конф. «Флора Центральной России» (Липецк, 1—3 февраля 1995 г.). М., 1995. С. 5—12.

Тихомиров В. Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 81—86.

Тихомиров В. Н. Заметки о распространении манжеток (*Alchemilla* L., *Rosaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 66.

Тихомиров В. Н., Губанов И. А., Калиниченко И. М., Лозарь Р. А. Флора Средней России: аннотированная библиография. М., 1998. 199 с.

Тихомиров В. Н., Силаева Т. Б. Конспект флоры Мордовского Присурья. Сосудистые растения. Пособие к летней учебной практике для студентов биологических факультетов государственных университетов. М., 1990. 82 с.

Цвелёв Н. Н. Новые виды рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Европейской России // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 76—82.

ХРОНИКА

УДК 006.3:582.32

© А. Д. Потемкин

МЕЖДУНАРОДНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ПРОБЛЕМЫ БРИОЛОГИИ НА РУБЕЖЕ ВЕКОВ», ПОСВЯЩЕННОЕ 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Р. Н. ШЛЯКОВА И И. И. АБРАМОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 4—6 НОЯБРЯ 2002)

A. D. POTEMKIN. THE INTERNATIONAL CONFERENCE «PROBLEMS OF BRYOLOGY AT THE BOUNDARY OF CENTURIES» DEVOTED TO 90TH ANNIVERSARY OF R. N. SCHLJAKOV AND I. I. ABRAMOV (SAINT PETERSBURG, NOVEMBER 4—6, 2002)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: Potemkin_alexey@mail.ru
Поступила 21.02.2003

4—6 ноября 2002 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН состоялось Международное совещание «Проблемы бриологии на рубеже веков», посвященное 90-летию со дня рождения выдающихся бриологов Романа Николаевича Шлякова (20 VI 1912) и Ивана Ивановича Абрамова (14 VII 1912) — одних из наиболее ярких фигур в истории отечественной бриологии (рис. 1).

Р. Н. Шляков — основатель бриологической школы и бриологического гербария (KPABG) в Полярно-Альпийском ботаническом саде-институте (ПАБСИ) (г. Кировск-6 Мурманской обл.) был ботаником с широким кругом интересов. Наряду с мохообразными он занимался изучением таких таксономически сложных групп цветковых растений, как ивы и ястребинки. Вклад Р. Н. в изучение мохообразных Мурманской обл. и всей России трудно переоценить. Подготовленное им издание «Печеночные мхи Севера СССР», вышедшее в период с 1976 по 1982 г., является единственным современным определителем печеночных мхов в России и широко используется до настоящего времени. Р. Н. никогда никому не отказывал в помощи и щедро делился своими знаниями. Он был научным руководителем О. А. Белкиной, С. К. Гамбарян, Г. В. Железновой и Н. А. Константиновой.

И. И. Абрамов внес существенный вклад в развитие бриологии в бывшем СССР. Круг его интересов был очень широк: флора, систематика и география мохообразных, а также палеобриология. Территориальный охват флористических исследований И. И. чрезвычайно обширен: от Ленинградской обл. до Чукотки и от Новосибирских островов до Кавказа и Монголии. И. И. обладал энциклопедическими знаниями и выступал талантливым популяризатором науки. Под его руководством защитили кандидатские диссертации Л. Б. Любарская, Н. В. Чиковани, В. А. Манакян, Б. И. Дильдарьян, Г. П. Симонов, Л. А. Косачева, Л. С. Благодатских, Л. А. Черепанова, Н. А. Степанова, Л. А. Волкова, И. В. Сиротина, Ц. Цэгмэд.

Организация совещания осуществлялась председателем секции бриологии Русского ботанического общества (РБО) доктором биологических наук **А. Д. Потемкиным** (председатель оргкомитета) и **Л. Е. Курбатовой** (секретарь). В состав оргкомитета вошли член-корреспондент РАН, профессор **Р. В. Камелин**, доктора биологических наук **О. М. Афонина** (БИН РАН, С.-Петербург), **М. С. Игнатов** (ГБС, Москва),



Рис. 1. И. И. Абрамов и Р. Н. Шляков с бриологами БИН перед зданием Ботанического музея БИН. Слева направо: Г. В. Вьюнова, И. И. Абрамов, Р. Н. Шляков, Л. А. Волкова, О. М. Афонина (начало 1980-х годов).

Н. А. Константинова (ПАБСИ КолНЦ РАН, Кировск-6 Мурманской обл.), кандидаты биологических наук **И. В. Чернядьева** (БИН РАН, С.-Петербург), **О. М. Масловский** (Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича, Минск, Беларусь). На информационные письма о совещании откликнулись бриологи из большинства регионов России — от Мурманской обл. до Владивостока, а также коллеги из Литвы, Эстонии, Беларуси, Туркменистана и Монголии. Не всем удалось приехать на совещание, но многие прислали свои материалы. К началу совещания был подготовлен и опубликован сборник «Проблемы бриологии на рубеже веков» (2002), содержащий 36 статей 40 авторов.

Открыл совещание заместитель директора БИН РАН **А. Е. Коваленко**. Он поделился своими воспоминаниями об И. И. Абрамове и Р. Н. Шлякове, пожелал успешной работы совещанию и отметил важность подготовки «Флоры мохообразных России».

В работе совещания приняли участие около 30 человек. На 6 заседаниях было заслушано и обсуждено 28 докладов (в том числе 2 стендовых). В зале Ботанического музея была развернута экспозиция, на которой были представлены фотографии Р. Н. Шлякова и И. И. Абрамова в разные периоды жизни.

1-й день заседаний был посвящен памяти И. И. Абрамова. С докладом «Вклад И. И. Абрамова в развитие отечественной брилогии» выступила **О. М. Афонина**. Она отметила важнейшие этапы научного пути И. И. и основные проблемы, над которыми он работал в сотрудничестве с А. Л. Абрамовой.

2-й день заседаний был посвящен памяти Р. Н. Шлякова. О вкладе Р. Н. в развитие российской бриологии рассказала **Н. А. Константинова**. К работе совещания в этот день присоединилась **А. В. Домбровская**, вдова Р. Н. Шлякова. Она поделилась с участниками своими воспоминаниями о Р. Н. (рис. 2).

Название совещания «Проблемы бриологии на рубеже веков» определило тематику его работы. Наиболее широко на совещании обсуждались вопросы анализа региональных бриофлор (доклады **О. М. Афониной** и **Н. В. Матвеевой; Г. Ф. Рыковского** (рис. 3) и **О. М. Масловского; N. Kalinauskaite** и **J. Naujalis; Е. Ю. Кузьминой;**



Рис. 2. Участники совещания.

Слева направо: 1-й ряд — Ё. Ю. Кузьмина, О. М. Афонина, И. В. Чернядьева, А. Д. Потемкин, Г. В. Железнова, Г. Я. Дорошина, Е. О. Кузьмина, Е. Н. Андреева; 2-й ряд — Л. Е. Курбатова, Н. А. Константинова, А. Л. Борисенко, А. В. Домбровская, У. Н. Спирина, Е. А. Игнатова, N. Kalinauskaite, Н. Н. Попова; 3-й ряд — Е. Н. Ярошевич, А. И. Максимов, О. А. Белкина, А. А. Шестакова, А. А. Нотов, О. М. Масловский, Д. А. Давыдов, А. А. Вильнет.

Е. О. Кузьминой и **Е. Н. Андреевой; О. А. Белкиной** и **А. Ю. Лихачева; Н. А. Константиновой; Е. Н. Андреевой**, и др.). В ходе обсуждения этих вопросов было обращено внимание не столько на статистическую обработку флористических списков, сколько на объяснение выявленных особенностей региональных флор (доклады **Н. Н. Поповой, А. Д. Потемкина**). На совещании были обсуждены основные этапы изучения флоры мохообразных, а именно ее таксономическое и эколого-ценотическое исследование, географический и сравнительный анализ. При этом было обращено внимание на взаимосвязанное проведение таксономического, эколого-ценотического и географического анализа флоры, направленное, в конечном счете, на решение вопросов флорогенеза (доклад **А. Д. Потемкина**). Одним из наиболее дискуссионных вопросов отечественной бриологии остается вопрос географического анализа региональных бриофлор, обсуждавшийся на конкретном материале в ряде докладов (**А. А. Нотов** и **У. Н. Спирина; А. Л. Борисенко, Е. Я. Мульдияров** и **Е. Д. Лапшина; Л. Е. Курбатова**). Широкое распространение видов мохообразных обусловливает серьезные затруднения при отнесении видов к той или иной географической или географо-генетической группе и требует выработки новых, сугубо бриологических подходов к классификации ареалов. Зависимость географического распространения мохообразных от наличия специфических экологических ниш обусловливает тесную взаимосвязь географического изучения бриофлор с экологическим исследованием (доклад **А. Д. Потемкина**).

Особое место на совещании занимали вопросы выявления редких видов и их охраны. **А. И. Максимов** выступил с докладом о редких видах Карелии, находящихся на

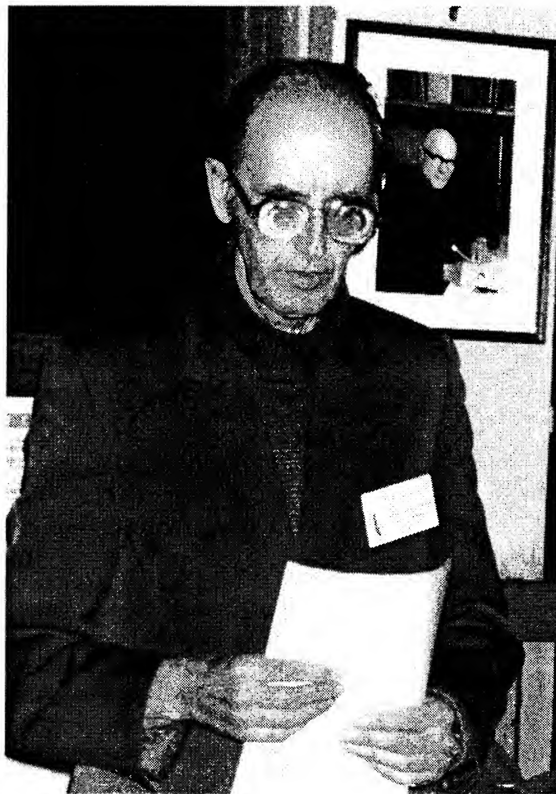


Рис. 3. Г. Ф. Рыковский выступает с докладом «Флора печеночников Беларуси».

границе ареала. **О. М. Масловский** проанализировал распределение видов мохообразных на территории Восточной Европы по 400 квадратам площадью около 100 ×100 км и показал, что выполненный анализ позволяет составить более детальное представление об ареалах и характере встречаемости видов и, как следствие, более корректно подойти к выделению группы видов, нуждающихся в охране. Это в свою очередь открывает реальные перспективы для создания Красной книги мохообразных Восточной Европы.

Выявление флоры мохообразных опирается на таксономический опыт исследователя. В связи с этим ряд докладов был посвящен вопросам дифференциации видов и оценки таксономических признаков (доклады **А. Д. Потемкина, Г. Я. Дорошиной-Украинской**). В докладах **Е. А. Игнатовой, Е. О. Кузьминой** и **Е. Н. Андреевой** были обсуждены морфологические отличия, экология и географическое распространение видов таксономически трудных родов *Grimmia* и *Sphagnum*.

2 доклада было посвящено вопросам эволюции и систематики мохообразных. **М. С. Игнатов** (рис. 4) совместно с **S. Huttunen** (Университет Хельсинки, Финляндия) представили новую систему семейства *Brachytheciaceae*, основанную на данных молекулярного и морфологического исследования группы. **А. Д. Потемкин** на основании данных сравнительной, эволюционной и функциональной морфологии, экологии и географического распространения печеночников выявил и охарактеризовал некоторые общие закономерности эволюции периантия, являющиеся важными для эволюционных построений.

Особое место на совещании занимал вопрос обмена информацией о бриологических коллекциях, что становится возможным благодаря созданию баз данных. **Е. Н. Ярошевич** и **О. М. Масловский** продемонстрировали участникам совещания используемую ими базу данных Herbarium (v. 4). **Н. А. Константинова** совместно с

А. Н. Савченко сделали сообщение об опыте разработки базы данных по бриологическому гербарию в ПАБСИ (KPABG).



Рис. 4. М. С. Игнатов выступает с докладом «Новая система семейства *Brachytheciaceae*».

В последний день совещания была развернута дискуссия по вопросам, вызвавшим наибольший интерес, в том числе по вопросу географического анализа флоры мохообразных.

На заключительном заседании была обсуждена резолюция совещания. Участники совещания отметили значительный вклад Р. Н. Шлякова и И. И. Абрамова в развитие отечественной бриологии, показав, что их основные идеи продолжают развиваться в работах учеников и последователей. Совещание постановило: 1) учитывая необходимость обмена информацией по вопросам таксономии и экологии мохообразных, признать целесообразной периодическую организацию в различных регионах России и ближнего зарубежья школ по сбору и определению листостебельных и печеночных мхов; 2) провести обсуждение подходов к выполнению географического анализа флоры мохообразных на заседании бриологической секции в рамках конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А. И. Толмачева, которая состоится 16—21 июня 2003 г. в Институте биологии Коми НЦ РАН, г. Сыктывкар; 3) организовать и провести на базе Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича, г. Минск, Беларусь, совещание по вопросам унификации критериев для включения видов мохообразных в Красные книги и создания Красной книги мохообразных Восточной Европы (2003—2004 гг.); 4) организовать и провести электронную конференцию по вопросам инвентаризации бриологических коллекций посредством создания баз данных (2003—2004 гг.); 5) выразить благодарность дирекции Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН, Российскому фонду фундаментальных исследований, Русскому ботаническому обществу и дирекции Полярно-Альпийского ботанического сада-института Кольского НЦ РАН за поддержку совещания.

Следует отметить напряженный ритм работы от первого до последнего дня совещания, обусловленный действительно проблемным подходом к постановке тем докладов и их обсуждению. Важнейшим результатом представляется выявление проблем, стоящих перед бриологами, их плодотворное обсуждение и определение путей решения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Проблемы бриологии на рубеже веков // Матер. Междунар. совещ., посвящ. 90-летию со дня рождения Р. Н. Шлякова и И. И. Абрамова / Под ред. А. Д. Потемкина. СПб., 2002. 80 с.

УДК 06.053 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 8

© А. И. Кузьмичев

О ПЯТОЙ МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО УРБАНОФЛОРАМ МАЛЫХ ГОРОДОВ

A. I. KUZMICHEV. ON THE FIFTH INTERNATIONAL CONFERENCE ON THE URBAN FLORAS OF SMALLER TOWNS

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: kuzmicz@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 09.01.2003

По инициативе ботаников государств Карпатского региона — профессора **А. Терпо** из Венгрии и доцента **С. Мохнацки** из Словакии — с начала 1990-х годов проводятся конференции по флорам малых городов «Anthropization and environment of rural settlements. Flora and vegetation». Первая (1994 г.) состоялась в Венгрии и Словакии, вторая — в Венгрии (1996 г.), третья — в Словакии (1998 г.), четвертая — в Польше (2000 г.). Местом проведения Пятой Международной конференции был выбран Ужгород, областной центр Закарпатья (Украина).

В состав оргкомитета последней конференции вошли: сопредседатели — **М. В. Шевера** и **В. В. Кричфалуший**, секретари — **Я. Пекар** и **Л. Губарь**, члены — **В. В. Протопопова, С. Л. Мосякин, К. М. Сытник, В. И. Комендар, Ю. Ю. Петрус, В. А. Копачи, И. Ю. Иванега** (Украина), **А. Терпо** (Венгрия), **С. Мохнацки** (Словакия), **А. Зайонц** (Польша).

В работе приняли участие 65 человек — примерно в равном числе с Украины и из перечисленных стран дальнего зарубежья. Единственным представителем из России был автор этого сообщения. Конференция проходила под эгидой Института ботаники им. Н. Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Ужгородского национального университета (УжНУ) и Ужанского национального природного парка.

Тематика докладов выходила за рамки собственно урбанофлор и касалась довольно широкого круга вопросов, связанных с антропогенной трансформацией флоры и растительности, преадаптационных возможностей видов на урбанизированных территориях, популяционной структуры видов и др.

Открытие конференции состоялось 16 мая 2002 г. в УжНУ. Кроме самих участников на ней были официальные представители области и города, преподаватели и студенты, работники природоохранной, лесной, карантинной служб и других организаций (всего более 200 человек). После официального приветствия от оргкомитета, областных и городских властей на участников и гостей большое впечатление произвело музыкальное приветствие ученических фольклорных ансамблей под руководством заслуженного деятеля искусств Украины З. Жофчака.

Затем состоялось первое пленарное заседание, носившее характер лекций. **А. Терпо** (Годолло) проанализировал состав апофитов Венгрии и предложил новую их классификацию. **С. Мохнацки** (Кошице) подробно остановился на путях проникновения в западную Словакию адвентивных видов. Совместный доклад **А. И. Кузьмичева** (Борок), **М. В. Шеверы, В. В. Протопоповой** и **С. Л. Мосякина** (Киев) под названием «Сравнительная урбанофлористика в Центральной и Восточной Европе: время объединяться?» касался современного состояния урбанофлористики и перспектив развития данного направления ботаники с акцентом на использование идей и подходов современной сравнительной флористики. **И. Орос** (Ужгород) охарактеризовал современное биоразнообразие Восточных (Украинских) Карпат, в регионе которых проходила конференция.

Вечером 16 мая участники выехали в Карпаты, где в живописном поселке Кострино на базе пансионата была продолжена работа конференции.

17 мая были заслушаны доклады: **К. Ростаньски** (Катовице) о современном распространении видов *Oenothera* в Восточной Европе, **И. Данчи** (Будапешт) — о разновидностях *Cyperus esculenthus* в Венгрии, **Н. Дидык** и **В. Марьюшкиной** (Киев) об аллелопатическом эффекте *Elytrigia repens* в степной и лесостепной зонах Украины. В совместном докладе **В. Соломахи, А. Костылева, Т. Дзюбы, Т. Соломахи** (Киев) и **Н. Багриковой** (Ялта) была дана оценка синтаксономического разнообразия синантропной растительности Украины и предложена ее классификация на флористической основе. **К. Крч** (Ужгород) доложила о семенной продуктивности видов рода *Potentilla*, **В. Марьюшкина** и **В. Гриценко** (Киев) — о роли инвазионного элемента в структуре степной растительности субурбанозоны Киева, **С. Мосякин, О. Яворская** (Киев) — об адвентивной фракции синантропной флоры Киевской городской агломерации, **П. Пеняк** (Ужгород) — о культивируемых растениях раннего средневековья Европы, **Б. Проць** (Львов, Галле), **А. Дрешер** (Грац) — о биологии и распространении *Impatiens glandulifera*, **Г. Рипка** (Будапешт) — об артроподах и фитофагах на декоративных деревьях и кустарниках Будапешта, **Т. Васильева** (Одесса) — об особенностях исторического формирования пагофлоры Южной Бессарабии, **В. Терек** (Мукачево) — о флоре окрестностей г. Мукачево, **А. Ена** (Симферополь) — о распространении крымского эндемика *Lepidium theodosia* и др.

Большая часть докладов была оформлена в виде стендовых сообщений и посвящена различным аспектам флоры городов. По ходу выступлений и у стендов нередко возникали острые дискуссии.

Программой предусматривались научные экскурсии. Первая имела историко-ботанический характер и проходила в Ужгороде. Сам город основан в VIII—IX вв. до н. э., в X—XI вв. входил в состав Киевской Руси, позже — в состав Австро-Венгрии, в начале XX в. — Чехословакии. В зеленом строительстве города отражена культура различных эпох. Город расположен на живописных берегах р. Уж у подножия юго-западных отрогов Украинских Карпат. Находится на важных торговых и транспортных путях, соединяющих Восточную и Центральную Европу. В городе около десятка садов и парков, насыщенных экзотическими деревьями и кустарниками — *Taxus baccata*, *Ginkgo biloba*, *Taxodium distichum*, *Malus niedzwetzkyana*, *Syringa vulgaris*, *Magnolia* sp. и другими интродуцентами. Интерес представляют деревья-памятники, возраст которых составляет до 400 лет. Через береговые склоны Ужа осуществляется экспансия рудеральных сообществ с доминированием *Heracleum mantgazzianum*, *Helianthus tuberosus*, *Reynoutria japonica*, *Impatiens glandulifera* и др. Знакомству с урбанофлорой города способствовал специально изданный к конференции «A preliminary checklist of the urban flora of Uzhgorod», составленный В. В. Протопоповой и М. В. Шеверой. Вел экскурсию и давал комментарии М. В. Шевера. Вторая экскурсия была предпринята в Карпаты на Ужокский перевал с наивысшей точкой 1316 м над ур. м. Маршрут проходил через районы, занятые еловыми и буковыми лесами. Во время остановок участники могли познакомиться и с рудеральными и адвентивными элементами местной флоры. Большое значение при знакомстве с разнообразием флоры, фауны и микобиоты, а также историческими памятниками парка имела подготовленная коллективом ученых УжНУ и Национального природного парка «Ужанский» под редакцией В. В. Кричфалушия монография «Ужанский национальный парк». Целью третьей экскурсии, которую провели В. И. Комендар и В. В. Кричфалуший, было посещение знаменитой Долины Нарциссов, расположенной в урочище Киреш в окрестностях г. Хуст. Нарцисс узколистный — *Narcissus angustifolius*, несмотря на то что пик цветения прошел, продолжал аспектировать, создавая необычную для глаза картину. Впечатление производило сочетание этого вида с лугово-болотным и болотным разнотравьем. Это — равнинная популяция, по поводу происхождения которой у ботаников нет единого мнения. Горная часть популяции распространена в Гуцульских Альпах и близлежащих субальпийских лугах и кустарниках на высоте 1350—1900 м над ур. м., т. е. выше границы леса.

В целом конференция сплотила усилия ботаников Карпатского субрегиона для комплексного изучения флор сельских поселений и малых городов. Нашло поддержку

и понимание предложения о совершенствовании подходов и методов урбанофлористики с ассимиляцией идей современной сравнительной флористики.

К конференции был издан сборник тезисов, тогда как полные материалы предполагается издать отдельной книгой «V International Conference Anthropization and environment of rural settlements. Flora and vegetation (Uzhgorod, Kostryno, Ukraine, 16—18 May 2002)».

Следующую, Шестую, Международную конференцию по флоре малых городов намечено провести в Венгрии в 2004 г.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.315 : 006.3(571.6)

© Ю. И. Манько, В. П. Верхолат

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2002 ГОДУ

Yu. I. MAN'KO, V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2002

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 05.02.2003

На конец декабря 2002 г. в Приморском отделении РБО состояло на учете 140 человек, из них 11 стали его членами в текущем году.

Возрастная структура отделения относительно гармоничная, в нем представлены ученые разных поколений. Ежегодно по разным причинам выходят из состава по нескольку человек, но им на смену приходят молодые ученые.

6 декабря 2002 г. ушел из жизни доктор географических наук, сотрудник ТИГ ДВО РАН Павел Валерианович Елпатьевский, крупный специалист в области биогеохимии ландшафтов. Его работы по оценке антропогенного влияния на структуру и функционирование ландшафтов, основанные на оригинальных материалах, известны широкому кругу специалистов. П. В. был членом РБО с 1986 г. и активно участвовал в работе его Приморского отделения.

В течение года проведено 7 заседаний. На февральском заседании была заслушана информация **С. Ю. Гришина** (БПИ ДВО РАН, Лаборатория лесоведения, г. Владивосток) о работе Международного симпозиума «Растения и вулканы» (Камчатка, июль 2001 г.) и об экспедиции на о-в Парамушир. В работе симпозиума приняли участие 50 человек, из них 20 зарубежных ученых (США, Япония, Мексика, Новая Зеландия, Германия, Канада). Российские участники представляли институты РАН г. Москвы, С.-Петербурга, Владивостока, Камчатки и Сахалина. Работа велась в 3 секциях на английском языке. Особый интерес вызвали доклады, в которых были рассмотрены вопросы влияния вулканизма на растительность, охарактеризованы вулканогенные сукцессии, а также этапы вулканизма от голоцена до мелового периода. После симпозиума были проведены экскурсии на окружающие г. Петропавловск-Камчатский вулканы (Авачинский, Козельский, Вилючинский) и на южный макросклон вулкана Толбачик (Центральная Камчатка).

Экспедиция на о-в Парамушир была совершена в августе того же года сотрудниками БПИ ДВО РАН под руководством С. Ю. Гришина при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ). Проведены геоботанические и флористические исследования растительного покрова в районе пос. Подгорный и Северо-Курильска, в том числе и на склонах вулкана Эбеко.

На апрельском заседании **Э. В. Бойко** (Тихоокеанский ин-т биоорганической химии, Лаборатория хемотаксономии, г. Владивосток) сделала доклад «Полыни Дальнего Востока России». В докладе дана общая характеристика рода *Artemisia*, история его изучения, указаны принципы деления рода на внутриродовые таксоны. На территории Дальнего Востока России, по ее мнению, произрастает около 70 видов полыней. В таксономии этого полиморфного рода много нерешенных вопросов, таксономиче-

ские границы многих видов нечеткие, что вызывает затруднения при их определении. Доклад закончился оживленной дискуссией.

На 2-м апрельском заседании 2 доклада были сделаны аспирантами. **Л. М. Долгалева** (Владивостокский государственный ун-т экономики и сервиса — ВГУЭС, кафедра естественных наук и экологии) представила результаты изучения кедровых лесов Южного Сихотэ-Алиня в условиях антропогенного воздействия и заповедного режима. Исследования проводились в Лазовском р-не Приморского края, включая Лазовский заповедник, территория которого расположена на южных отрогах Сихотэ-Алиня. Л. М. охарактеризовала 12 типов кедровых лесов и оценила современное состояние кедровников на неохраняемых территориях как стрессовое.

С. В. Бабкина (Институт водных и экономических проблем, г. Хабаровск) изложила итоги изучения урбанофлоры г. Комсомольска-на-Амуре, которому в 2002 г. исполнилось 70 лет. За этот период он стал 3-м городом Дальнего Востока по числу жителей и одним из крупнейших промышленных центров региона. Инвентаризация флоры города проведена впервые. Ее итоги показали, что современная урбанофлора Комсомольска-на-Амуре представлена 504 видами сосудистых растений из 235 родов и 94 семейств. Группа адвентивных видов составляет 123 вида, из которых бóльшая часть является выходцами из умеренных широт Евразии и Северной Америки.

На майском заседании Приморского отделения РБО состоялась встреча с профессором лесного факультета Йельского ун-та **Чадуиком Д. Оливером** и его аспирантом **Херриком Фоксом** (Нью-Хейвен, Коннектикут, США). Профессор рассказал о лесном хозяйстве и лесной науке на северо-востоке США, обратил внимание на проблемы, перспективные для сотрудничества между лесоводами США и Дальнего Востока. В качестве объекта для совместного изучения могут стать хвойно-широколиственные леса.

На 2-м майском заседании сотрудники ТИГ ДВО РАН **В. С. Аржанова** (Лаборатория геохимии) и **Е. П. Кудрявцева** (Лаборатория биогеографии) сделали доклад на тему «Сравнительная характеристика и биохимия конвергентных эпифитных сообществ российского Дальнего Востока, Северной Америки и Сейшельских островов». Обсуждался вопрос о конвергенции растений на примере кустистых лишайников из рода *Usnea* и цветкового эпифита *Tillandsia usneoides* (*Bromeliaceae*). Показана реакция эпифитов на загрязнение окружающей среды оксидами серы и тяжелыми металлами.

П. В. Крестов (БПИ ДВО РАН, Лаборатория геоботаники) на октябрьском заседании рассказал о результатах работы 8-го конгресса INTECOL, состоявшегося 12—21 июля 2002 г. в г. Сеуле (Республика Корея), и об итогах совместной корейско-российской экспедиции на гору Халла (1815 м над ур. м.) — древний потухший вулкан о-ва Чеджу, находящийся в пределах теплоумеренной зоны. П. В. Крестов провел сравнения вертикальной поясности горы Халла с поясностью растительности на хр. Сихотэ-Алинь. Эта гора замечательна тем, что в ее псевдоальпийской зоне находятся самые южные точки распространения *Pinus pumila*, *Empetrum nigrum*, *Rhododendron aureum*.

Ноябрьское заседание было посвящено первоисследователю флоры Амурского края К. И. Максимовичу (к 175-летию со дня рождения). 3 докладчика (**В. П. Селедец** — ТИГ ДВО РАН, Лаборатория биогеографии и экологии, **А. Е. Кожевников** — БПИ ДВО РАН, отдел ботаники, и **И. Н. Егорчев** — Общество изучения Амурского края) осветили основные этапы жизненного пути этого ученого и оценили его выдающуюся роль в изучении Дальнего Востока. Речь шла об экспедициях по Амурскому краю, о японском периоде его жизни, его научном наследии. В дискуссии особое внимание было обращено на необходимость увековечения памяти этого ученого и других деятелей (прежде всего В. Л. Комарова), внесших неоценимый вклад в изучение природы Дальнего Востока.

Уже по сложившейся давней традиции в конце года (10 декабря) были проведены очередные **56-е Комаровские чтения**, которые состоялись в конференц-зале Биолого-почвенного института ДВО РАН. Было зачитано 11 докладов: Е. П. Кудрявцева

(ТИГ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Вклад академика В. Л. Комарова в развитие географических идей»; П. В. Крестов (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Предложения к флористическому районированию Азиатской России на основе сравнительного анализа флор Азии и запада Северной Америки»; С. Д. Шлотгауэр, М. В. Крюкова (ИВЭП ДВО РАН, г. Хабаровск) — «Редкие и исчезающие виды сосудистых растений Хабаровского края, проблемы их охраны»; С. Ю. Гришин, В. Ю. Баркалов, Т. А. Кузнецова, Э. В. Бойко (БПИ ДВО РАН, ТИБОХ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Растительный покров острова Онекотан»; А. Е. Кожевников, Р. И. Коркишко, З. В. Кожевникова (БПИ ДВО РАН, заповедник «Кедровая Падь») — «Состояние и проблемы охраны флоры юго-западной части Приморского края»; Т. Н. Крупнова (ТИНРО-центр) — «Адаптационные реакции массовых бурых водорослей прибрежья Японского и Охотского морей»; А. Н. Яковлева (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Крупномасштабная карта лесной растительности Верхнеуссурийского стационара»; Е. В. Полякова (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Древесные породы в насаждениях города Владивостока: видовой состав и количественное участие»; И. А. Галанина (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) — «Анализ распределения видов лишайников на постоянных пробных площадях в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике»; Н. В. Иванова, И. С. Гусарова (ТИНРО-центр, г. Владивосток) — «Морфоэкологическая дифференциация ламинарии японской в условиях Приморья»; В. Н. Кулепанов, М. В. Суховеева (ТИНРО-центр, г. Владивосток) — «Морфологические аномалии у бурых водорослей семейства Ламинариевых». Зачитанные доклады подготовлены в очередное издание Комаровских чтений.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Ботанический журнал» публикует результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной ботаники: теоретические и обзорные статьи, сообщения, систематические обзоры, описания новых таксонов и наиболее интересных флористических находок, новые методики, статьи, посвященные охране растительного мира. В журнале публикуются материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), информация о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях, статьи по истории науки. При этом весьма желательно не ограничиваться простой констатацией событий, а давать их анализ и оценку. В разделе «Критика и библиография» обсуждаются отечественные и иностранные монографии и сборники, представляющие интерес для читателей журнала. Завершает журнал раздел «Письма в редакцию».

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. В «Ботаническом журнале» печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

2. К статье должно быть приложено письмо автора (авторов) с просьбой о публикации, в котором необходимо указать:

1) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
2) членство в РБО, ученую степень и звание (если они имеются);
3) почтовый адрес (служебный и домашний), телефон, факс, e-mail;
4) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

На отдельной странице следует привести на английском языке общепринятую версию названия учреждения, где выполнена работа, транслитерацию фамилий авторов, перевод ключевых терминов, обозначений, сокращений и единиц измерения, используемых в работе.

По желанию автора к статье могут быть приложены 2 открытки с маркой и указанием адреса, фамилии, имени, отчества автора, а также названия статьи. Редакция отправит их по указанному адресу для извещения автора: 1) о получении материалов (с указанием даты регистрации и регистрационного номера) и 2) о принятии статьи в печать (с указанием даты).

3. Оформление рукописи.

3.1. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статьям отечественных авторов, представленных на английском языке, должен прилагаться русский текст, соответствующий оригиналу. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами. При этом особое внимание следует обратить на ясность, точность и последовательность в изложении материала. Латинские описания новых таксонов должны быть краткими и ясными, весьма желательно предварительно проверить латынь у специалистов.

3.2. Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

3.3. Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей — 30 стр., для оригинальных — 25, для сообщений, систематических обзоров, описания новых таксонов, флористических находок, охране растительного мира — 15 стр., для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3.4. Рукописи присылаются в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А 4 на компьютерном принтере через 1.5 интервала (12—14 пунктов шрифта типа Times New Roman) или через 2 интервала четким контрастным шрифтом на пишущей машинке. Размер полей — сверху, снизу, слева — 3 см, справа не менее 1 см. Страницы должны иметь сплошную нумерацию.

3.5. Общий порядок расположения частей статьи.

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора (авторов).
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора (авторов) и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи. (Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы).

9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

3.6. Если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; звездочкой помечается фамилия автора, на чье имя следует направлять оттиски и другую корреспонденцию. После названия статьи и учреждения редакция указывает дату поступления статьи (дату получения окончательного варианта статьи).

Начало статьи оформляется по образцу:
УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, факс (812) 234-45-12, e-mail
Поступила в редакцию 26. 01. 2000 (дата ставится редакцией)
Аннотация (не более 15 строк)
Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae.*

Заглавие статьи должно быть кратким (8—10 значащих слов), информативным, включать ключевые слова и точно отражать содержание статьи. Названия видов приводятся на латинском языке, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования. Аннотация должна содержать только главную информацию статьи, не превышая объемом 100—150 значащих слов, лишена вводных фраз. Отдельной строкой приводится перечень ключевых слов.

Материал и методы должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Для флористических находок необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале — точным указанием географических координат). При описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки и фотографии в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (табл. I, табл. II) (римские цифры). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во Введении.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов в столбцах ставить кавычки.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилия авторов и номер рисунка, обознача-

ются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации должны быть пригодны для непосредственного воспроизведения. Формат представляемых иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см.

Рисунки должны быть понятными, надписи размечены в соответствии с текстом. Рисунки должны содержать минимум надписей. Имеющиеся на рисунках детали обозначаются арабскими цифрами или строчными буквами русского алфавита, которые расшифровываются в подрисуночной подписи. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте.

Фотографии должны быть напечатаны на белой глянцевой бумаге с накатом и иметь четкое изображение. Фотоснимки с коричневым тоном и зернистой поверхностью не принимаются. Первый экземпляр фотографий представляется без каких-либо пометок на лицевой стороне; на втором экземпляре, используемом в качестве макета, наносятся все обозначения тушью. Фотографии должны быть представлены нескрепленными в конверте. Если фотоснимков много, то желательно представить макет расположения фотографий на листе (в виде ксерокса на листе или дополнительно наклеенных на листе фотоснимков). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения не обязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменяются.

Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами. Содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку.

На графиках на осях следует указывать только измерявшиеся величины, а в подписи указать, что приведено на оси абсцисс и на оси ординат и размерности величин. Например: «По оси ординат — содержание каротиноидов, мкг/г сухой массы».

Все формулы и условные обозначения должны быть четко напечатаны на принтере или вписаны черными чернилами или тушью. Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях (слева) карандашом. В десятичных дробях после целых чисел ставить точки (а не запятые). Знак умножения ставить точкой на среднюю линию.

Обозначения сносок делать цифрами, ставить их после знаков препинания. Нумерация сносок в тексте — сквозная.

Следует делать ясными различия между буквами, сходными по написанию, например n и h, e и l; необходимо также различать буквы I и J, цифры 1 и I. Буквы C, K, O, З, P, S, U, V, W, X, Y, Z в сомнительных случаях должны быть выделены простым карандашом двумя горизонтальными линиями, прописные — снизу, строчные — сверху. Например, З — прописная буква, 3 — цифра три или $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать. Римские цифры I, $\overline{\underline{II}}$, III и другие для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш следует подчеркивать сверху и внизу одной линией.

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на принтере (машинке). Авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи. Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам со ссылкой на них. Названия таксонов (кроме авторов) печатаются курсивом и подчеркиваются волнистой линией карандашом.

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

Ссылки на литературу в тексте приводятся так: 1) фамилия автора дана в тексте — «как указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) фамилия автора не дана в тексте — «как указывалось прежде (Комаров, 1909)»; 3) необходимо указать страницы — «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных авторов аналогично — «как указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Фамилии иностранных авторов приводятся только в

оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев). Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999). При цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования статьи.

Список литературы должен быть оформлен на отдельном листе (листах). Список составляется только по работам, цитированным в тексте. Все работы, упомянутые в тексте, должны быть включены в список. Список литературы составляется в алфавитном порядке — сначала все русские и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский), затем все иностранные. Все ссылки даются на языке оригинала. Названия на японском, китайском и других языках, использующих не латинский шрифт, пишутся в русской транскрипции перед работами с латинским шрифтом. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ. Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в Списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: 2000 а, б, в — для отечественных работ, 2000 a, b, c — для иностранных.

Следует строго соблюдать следующий порядок библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Для сборников, тезисов:

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Пылаев И. Г., Пяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Для депонированных научных работ:

Ковтонюк Н. К., Иванов В. П. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*). М., 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 18.12.86, № 786-В86.

Для диссертаций:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

За правильность и полноту предоставленных библиографических данных редакция ответственности не несет.

4. Таксономические публикации. При описании таксонов и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать Международному кодексу ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) (СПб., 1996) с учетом изменений и дополнений, содержащихся в «Сент-Луисском кодексе — 2000 г.» (см.: Егорова Т. В. О работе и решениях номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999 г.) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 138—147). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты описаний новых таксонов. Для палеоботанических работ диагноз может быть представлен на латинском или английском языке. При подготовке рукописей необходимо пользоваться рекомендованными в «Новостях систематики

высших растений» (2000. Т. 32) справочными материалами: «Указателем международных сокращений названий главнейших гербариев мира» («Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the world. 8th ed. New York, 1990»), «Алфавитным указателем главнейших сокращений, принятых для русских и латинских текстов» (Черепанов, 1966 : 346—350), «Перечнем сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (Заиконникова, 1968 : 254—282), «Русско-латинским указателем основных физико-географических названий СССР, 1, 2» (Забинкова, Кирпичников, 1991 : 166—181; 1993 : 142—153), «Русско-латинским указателем названий основных административно-территориальных единиц, прежде входивших в состав СССР» (Забинкова, Кирпичников, 1993 : 153—159) и др.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться досылкой типа или изотипа этих таксонов.

Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Гербарные образцы должны высылаться по адресу:

197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, дом 2, Ботанический институт, для «Ботанического журнала», Т. В. Егоровой.

Сразу после регистрации о получении гербарный материал передается на рассмотрение специалистам и хранится затем в LE.

5. Электронная копия рукописи. К рукописи необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии.

6. Редакционная подготовка. 6.1. При получении редакцией рукопись регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При наличии замечаний она отсылается автору на доработку. Доработанный вариант статьи (в двух экземплярах) автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на замечания рецензента не позднее чем через 6 месяцев после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Очередность публикации статей определяется регистрационной датой их поступления в редакцию. Рукописи, задержанные автором более года, снимаются с очереди и рассматриваются как вновь поступившие.

6.2. Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

6.3. Редакция «Ботанического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи и возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

6.4. Редакция высылает автору для исправления опечаток корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения).

Никакие изменения текста против оригинала не допускаются. Должны быть исправлены только опечатки.

6.5. После опубликования статьи авторам высылаются оттиски (5 экземпляров).

6.6. В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление и возвращает один экземпляр рукописи.

6.7. Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте РБО: http.//rbo.nm.ru, где имеются содержание вышедших и находящихся в печати номеров, правила для авторов, условия подписки и пр. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@nauka.nw.ru (с указанием для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

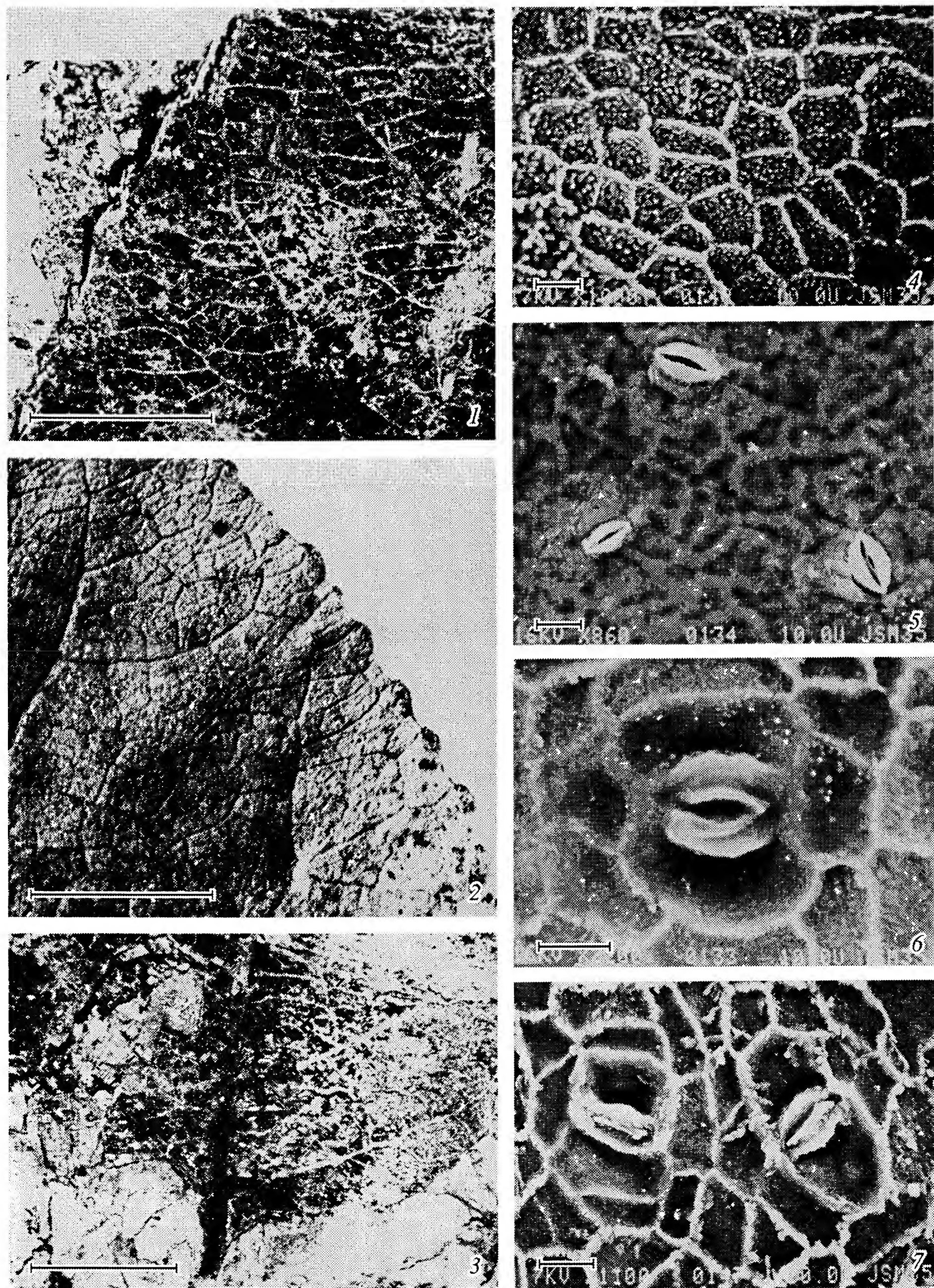
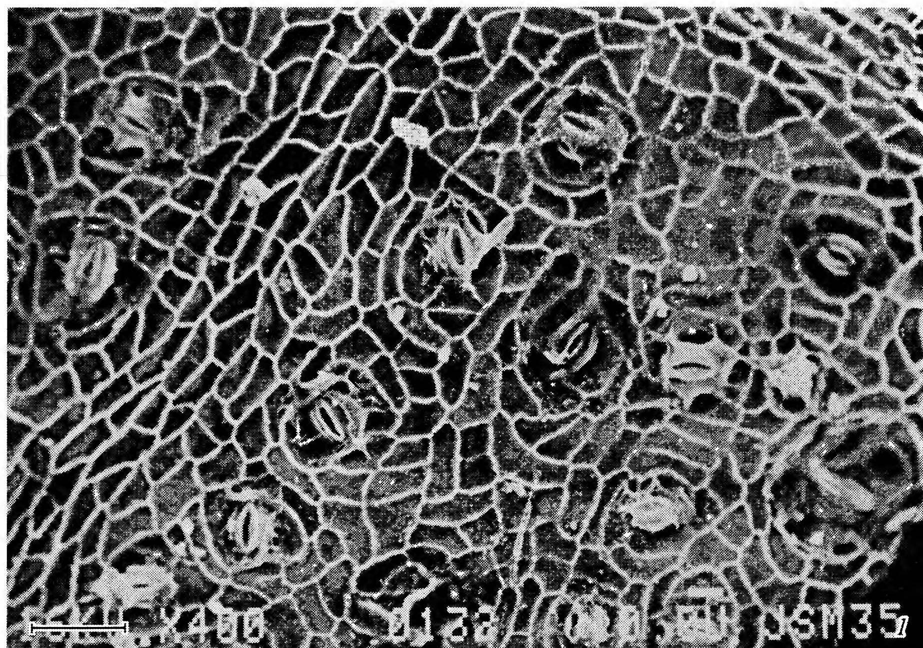
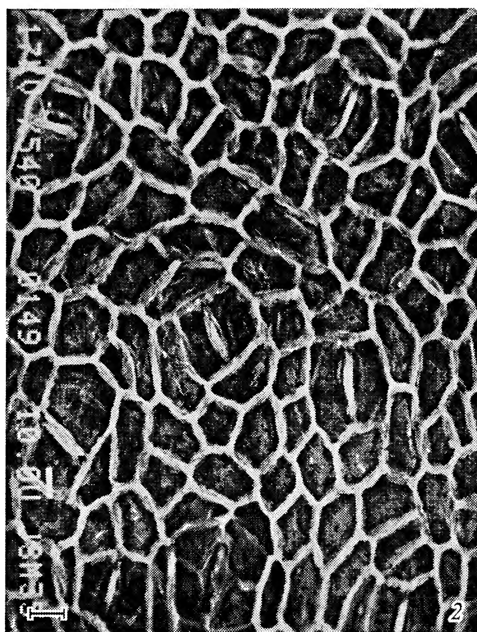
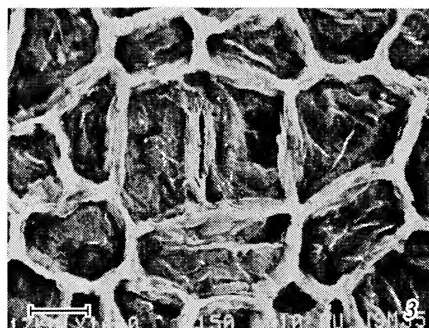


Таблица I.

1 — край листа *Populus platyphylla*; *2* — край листа *P. deltoides*; *3* — основание листа *P. platyphylla*; *4—7* — кутикулярная мембрана *P. platyphylla* (СЭМ): *4* — верхняя эпидерма; *5* — внешняя поверхность нижней эпидермы; *6*, *7* — парацитный устьичный аппарат. Масштабная линейка: *1—3* — 1 см, *4—7* — 10 мкм.







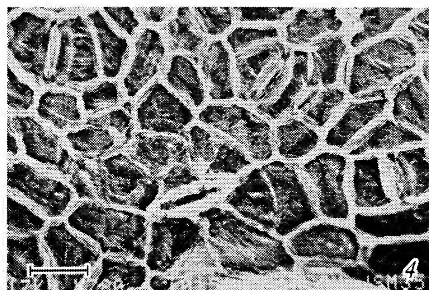


Таблица II.

1 — внутренняя поверхность нижней эпидермы *Populus platyphylla*; *2—4* — кутикулярная мембрана *P. deltoides*: *2* — общий вид, *3* — парацитный устьичный аппарат, *4* — гидатода (*1—4* — СЭМ). Масштабная линейка — 10 мкм.

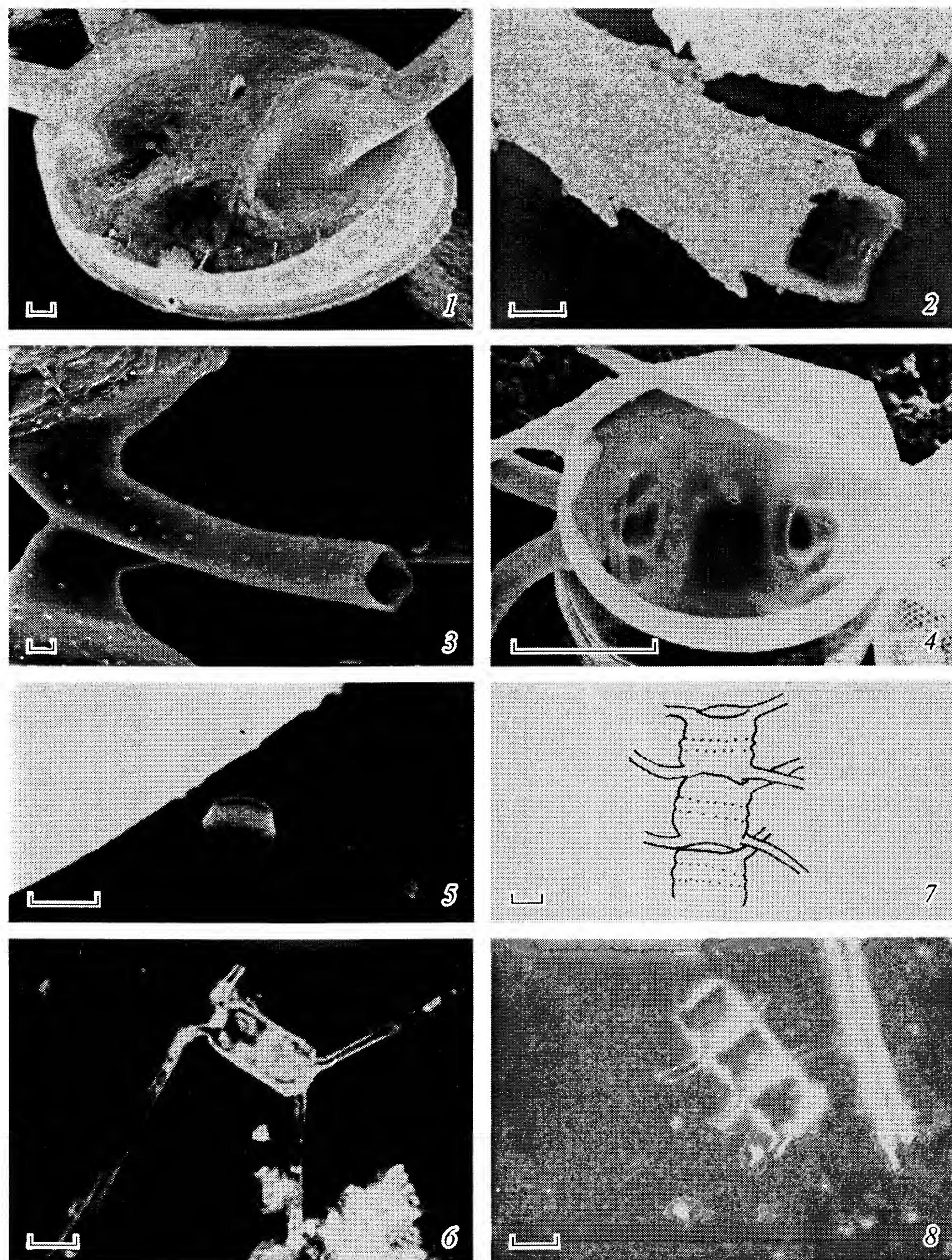
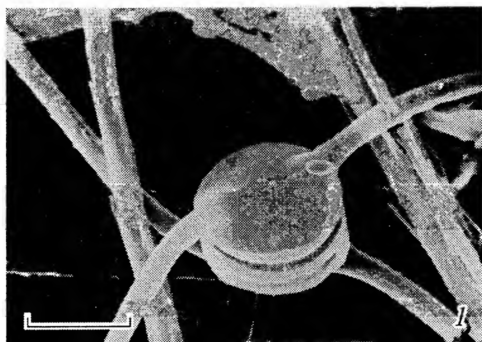
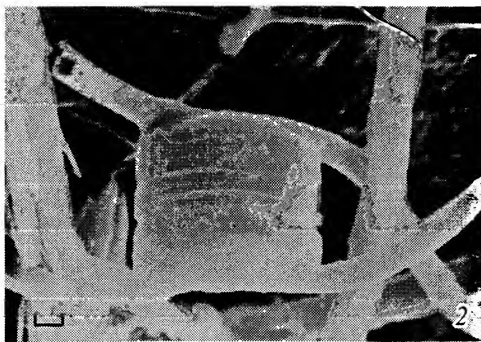


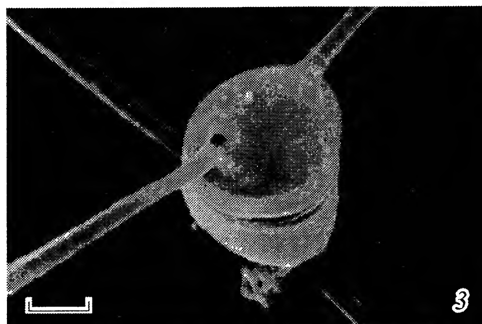
Таблица I.

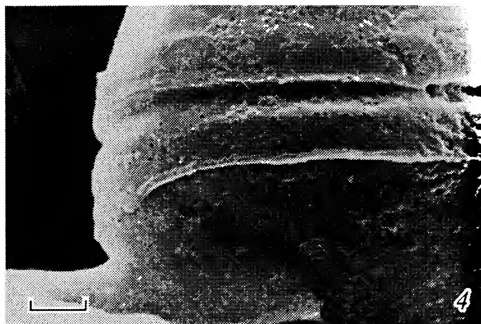
1—5 — *Chaetoceros borealis* f. *borealis*: *1* — конечная створка, вид со створки: створка по форме эллиптическая, центральный вырост в виде уплощенной трубочки смещен относительно апикальной оси, пристворочные части щетинок крупные, 38—49 % площади лицевой части створки; *2* — структура щетинки в средней части: квадратное сечение, крупные шипики по углам граней, с внутренней стороны 2 продольных ряда пор; *3* — соединение щетинок, короткая базальная часть, квадратное сечение щетинки на сломе, короткие поперечные ребра с внутренней поверхности; *4* — промежуточная створка с внутренней поверхности: широкоэллиптическая по форме, расположенное слегка эксцентрично и в направлении апикальной оси овальное отверстие центрального выроста, пристворочные части и отверстия щетинок, редкие поры вокруг них; *5* — уплощенный центральный вырост с открытой щелью на конце; *6* — *C. borealis* f. *solitaria*: клетка высокая, щетинки верхней створки параллельны апикальной оси, нижней — под углом 25—35° к ней; *7*, *8* — *C. densus*: трехклеточная цепочка, окна щелевидные, поясок узкий, загиб высокий, щетинки начинаются от углов створки, далее обломаны. *1—6*, *8* — фотографии: *1—5* — СЭМ; *6*, *8* — СМ; *7* — оригинальный рисунок. Масштабная линейка: *1—3*, *5* — 1 мкм; *4*, *6—8* — 10 мкм.

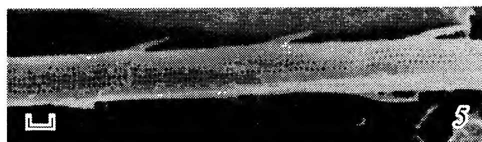
К с. 96

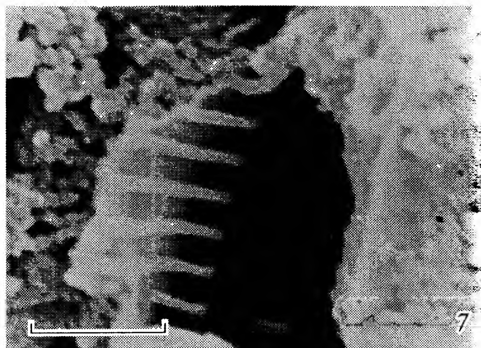




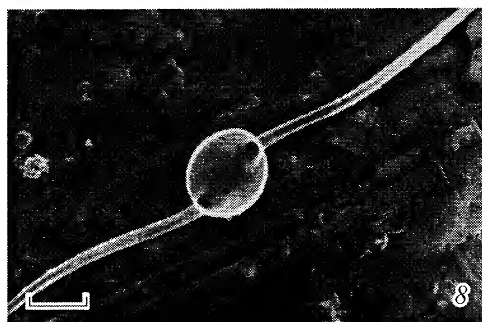












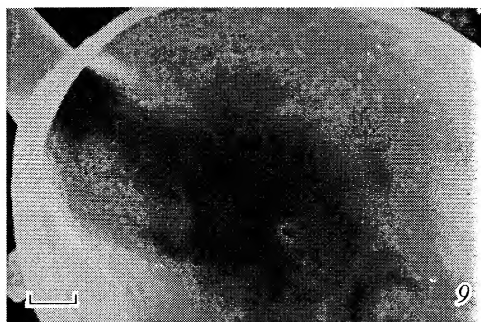


Таблица II.

1—9 — *Chaetoceros danicus*: *1—3* — одиночные панцири, соединение створок, поясок отсутствует, расположение центрального выроста; щетинки верхней и нижней створок перпендикулярны друг другу в плоскости створки: *1*, *3* — вид со створки, *2* — вид с пояска, щетинка на сломе прямоугольная в сечении; *4* — тонкая структура лицевой части и загиба створки: беспорядочно расположенные поры на лицевой части (редко) и загибе (более густо) створки, поясок отсутствует, глубокая борозда на границе между створками; *5*, *6* — тонкая структура щетинок в средней части: 2—4 продольных ряда пор, крупные шипики по углам граней под углом 10—15° к поверхности; *7* — структура щетинки с внутренней поверхности: поперечные ребра и 2 ряда пор между ними; *8* — широкоэллиптическая по форме створка с внутренней поверхности, направление щетинок, пристворочные части щетинок небольшие, до 32 % площади лицевой части; *9* — часть створки с внутренней поверхности, отверстие центрального выроста эллиптическое, редкие нерегулярно разбросанные поры на поверхности створки и пристворочной части щетинки, малозаметные продольные ребра на внутренней поверхности пристворочной части щетинки. СЭМ. Масштабная линейка: *1*, *3*, *8* — 10 мкм; *2*, *4—7*, *9* — 1 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 8) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 8) Стр.

Уважаемые читатели Ботанического журнала!

Конференция «Ботаника и ботаническое образование: традиции и перспективы» состоится 26—30 января 2004 г. на биологическом факультете Московского государственного университета.

Адрес оргкомитета: 119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет, кафедра высших растений.

Телефон: (095)9391603
E-mail: kvr200@herba.msu.ru или kvr200@list.ru

К сведению читателей!

VII Всероссийский популярный семинар «Методы популяционной биологии» состоится 16—21 февраля 2004 г. в г. Сыктывкар.

Справки по адресу: 167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН.

Телефон: (8212)245012
Факс: (8212)240163
E-mail: seminar@ib.komisc.ru

Можно зарегистрироваться на WWW-странице семинара по адресу:

http://ib.komisc.ru/conf/seminar/

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 8. 1—160.